



SHOUT
SHARE **IT**

BULLETIN SCIENTIFIQUE
DE LA FRANCE ET DE LA BELGIQUE.

TOME XXXIII.

Cinquième Série. — Deuxième Volume.

1900.

BULLETIN SCIENTIFIQUE

DE LA FRANCE
ET DE LA BELGIQUE,

PUBLIÉ PAR

ALFRED GIARD,

MEMBRE DE L'INSTITUT

PROFESSEUR A LA SORBONNE (FACULTÉ DES SCIENCES).



LONDRES,

DULAU & C^o,
Soho-Square, 37.

PARIS,

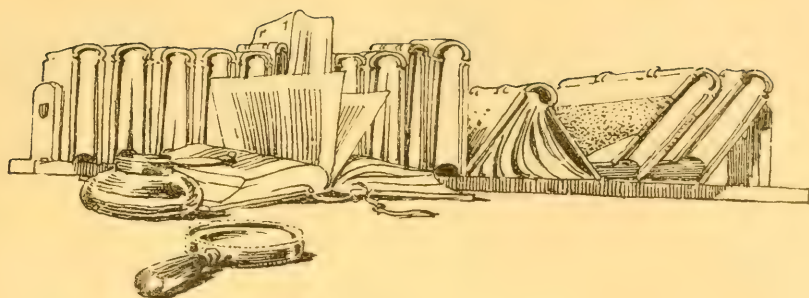
Laboratoire d'évolution des Êtres organisés,
3, rue d'Ulm;
Georges CARRE, Rue Racine, 3;
Paul KLINCKSIECK, Rue des Ecoles, 53.

BERLIN,

FRIEDLÄNDER & SOHN
N.-W., Carlstrasse, 11.

F632(6)
8

1279



TABLE

	Pages
BORDAS (L.) — Contribution à l'étude du système nerveux sympathique sus-intestinal ou somatogastrique des Orthoptères (Planches IX et X).....	433
DARBOUX (G.) — Recherches sur les Aphroditens (83 fig. dans le texte).....	1
DOLLO (L.) — Le pied du <i>Diprotodon</i> et l'origine arboricole des Marsupiaux (3 fig. dans le texte).....	275
GERBER (C.) — Recherches morphologiques, anatomiques, systématiques et tératologiques sur les <i>Thymelea</i> des environs de Marseille (23 fig. dans le texte).....	430
GERBER (C.) — Recherches sur le nombre des feuilles carpellaires qui entre dans la constitution du gynécée des Crucifères (22 fig. dans le texte)..	493
NALEPA (A.) — Diagnose d' <i>Eriphyas passerinae</i> nov. sp. (2 fig. dans le texte).....	455
PÉREZ (C.) — Sur un Épicaride nouveau, <i>Crinoniscus equitans</i> (4 fig. dans le texte)	483
STEPHAN (P.) — Recherches histologiques sur la structure du tissu osseux des Poissons (Planches I à VIII).	281





RECHERCHES SUR LES APHRODITIENS

PAR

J. GASTON DARBOUX,

Ancien élève de l'École Normale supérieure,

Agrégé des Sciences naturelles,

Préparateur à la Faculté des Sciences de Montpellier.

INTRODUCTION

Dans le nombre immense des travaux consacrés à l'étude faunistique des Annélides, il en est peu qui ne fassent pas mention de quelques représentants du groupe des Aphroditiens, et il suffit de parcourir quelques-uns des mémoires dont nous parlons pour se convaincre que, dans l'ordre des Annélides errants, il n'est point de famille où les genres soient plus nombreux ; en outre, si, parmi ces genres, certains sont à l'heure actuelle représentés par une ou deux formes seulement, d'autres, et c'est la majorité, renferment au contraire un nombre considérable d'espèces.

Je crois, d'ailleurs, qu'il y aurait lieu de reprendre un travail de récapitulation, déjà fait par GRUBE [75,76] *, il y a plus de vingt ans ; mais, tandis que le savant allemand s'est contenté de résumer les diagnoses des diverses espèces d'Aphroditiens connus, il faudrait revoir, dans les limites du possible, les types même qui ont servi de base aux descriptions ; la plupart du temps, en effet, ces descriptions ne sont pas comparables entre elles ; tel auteur décrit soigneusement le lobe céphalique et les élytres, sans rien dire des soies ; tel autre fait précisément l'inverse ; il décrit et figure les soies, mais n'indique pas même la disposition des antennes ou le nombre des élytres, il

* Les chiffres entre crochets renvoient à l'Index bibliographique, page 268.

est difficile, dans ces conditions, d'affirmer qu'une seule et même espèce ne se trouve pas décrite plusieurs fois sous des noms différents ; une étude telle que celle dont je parle, entreprise au seul point de vue taxonomique, conduirait, j'en suis persuadé, à des résultats intéressants et aurait, en tout cas, l'incontestable avantage de faciliter la détermination, toujours si délicate dans les conditions actuelles.

Je me suis borné, ainsi qu'on le verra, à une revision des genres, dont j'ai tenté de préciser les limites ; encore n'ai-je été amené là que d'une façon en quelque sorte accidentelle. Les résultats auxquels m'avaient conduit mes études sur les quelques *Aphroditien*s que j'ai examinés se trouvaient en contradiction avec des opinions généralement admises jusqu'ici. J'ai dû me préoccuper, faute de mieux, de rechercher dans les travaux antérieurs où se trouvent décrits des types que je n'ai pu me procurer la confirmation de ce que j'avais observé sur les quelques formes soumises à mes recherches ; au cours de ce travail, je me suis rendu compte de la difficulté que l'on éprouve actuellement pour déterminer même le genre auquel appartient une forme donnée, placé que l'on est en présence de diagnoses qui sont ou bien trop sommaires, ou, ce qui n'est pas moins gênant, surchargées de détails et qui, en tout cas, ne sont pas comparables entre elles.

Dans le chapitre III du présent travail, j'ai essayé d'établir une classification rationnelle, en tenant compte seulement de certains caractères, mais en en tenant toujours compte ; j'ai été conduit à modifier les limites des tribus, à supprimer certains genres, à en créer de nouveaux ; les tableaux dichotomiques et les diagnoses accompagnées de listes synonymiques qui font suite à une discussion que j'ai resserrée dans des limites aussi étroites que possible seront, j'ose l'espérer, de quelque utilité.

Des sept tribus dont j'ai donné la définition, les trois plus importantes, et de beaucoup, sont certainement celles des *Hermioniens*, des *Polynoiniens* et des *Sigalioniens* ; les autres ne contiennent qu'un nombre restreint de formes, dont il est difficile de se procurer des échantillons, la plupart des espèces n'étant représentées que par un ou deux exemplaires. L'on s'expliquera par là que j'aie été obligé de négliger leur étude. Dans les trois tribus énumérées en premier lieu, il y a encore des genres dont les représentants sont assez rares, et que je n'ai pas examinés non plus. Enfin, même parmi les formes les plus communes, il en est dont j'ai cherché sans succès à

me procurer des échantillons. J'aurais vivement désiré, en particulier, combler la lacune qui résulte de l'absence dans mon travail de tout renseignement sur les *Polynoe s.str* et les *Lepidasthenia* ou des formes voisines. La *Polynoe scolopendrina* SAV. a été signalée à Saint-Vaast, où je l'ai vainement demandée. Quant au genre *Lepidasthenia*, il est représenté dans l'Adriatique par l'espèce typique *L. elegans* GR. Avec une amabilité dont je suis heureux de le le remercier, le professeur CORI, directeur de la Station Zoologique de Trieste, a bien voulu me faire adresser divers envois ; mais aucun d'eux ne contenait de *Lepidasthenia*.

Je dois également remercier la direction du Laboratoire de Plymouth, qui m'a envoyé de magnifiques échantillons de *Sthenelais Idunæ* RATHKE et de *Lepidonotus squamatus* L.

Sur ma demande, la Station Zoologique de Naples m'a fait, à diverses reprises, des envois assez importants, comprenant surtout des Sigalioniens.

Enfin, j'ai moi-même recueilli à Wimereux (Pas-de-Calais) où j'ai séjourné à diverses reprises, quelques spécimens des espèces suivantes : *Lepidonotus squamatus* L., *Harmothoe impar* JOHNST., *Lagisca extenuata* GR., *L. rarispina* SARS, *Sthenelais Idunæ* RATHKE et *Sigalion Mathildæ* AUD. et H. M.-EDW. Il m'est particulièrement agréable d'exprimer ici au professeur GIARD, directeur du laboratoire de Wimereux, la reconnaissance que je lui garde pour la large hospitalité qu'il a bien voulu m'accorder et pour les précieux conseils qu'il n'a cessé de me prodiguer.

Attaché, en qualité de préparateur, au laboratoire de la Faculté des Sciences, à l'Institut de Zoologie de l'Université de Montpellier, c'est dans ce laboratoire que j'ai poursuivi mes recherches. Les animaux étudiés ont été recueillis à Cette, où grâce à l'heureux aménagement de la Station Zoologique, fondée et dirigée par M. SABATIER, doyen de la Faculté des Sciences de l'Université de Montpellier, j'ai pu observer en place et recueillir moi-même un certain nombre d'espèces. A Cette, comme à Montpellier, d'ailleurs, j'ai largement usé des ressources de laboratoires dont l'outillage est au courant des derniers progrès de la technique moderne.

Les conseils éclairés, les bienveillants encouragements du savant maître qu'est M. SABATIER ne m'ont jamais fait défaut ; je le prie d'agréer ici l'assurance de ma profonde reconnaissance et de ma respectueuse affection.

M. SOULIER, Maître de Conférences à la Faculté des Sciences de l'Université de Montpellier, a droit également à mon affectueuse gratitude pour l'aide qu'il a bien voulu m'apporter au cours de mon travail.

Avant d'aborder l'exposé des résultats que j'ai obtenus, je crois devoir dire ici quelques mots de l'esprit dans lequel mes recherches ont été conduites : je n'ai nullement tenté de faire une monographie comme pourrait le faire croire, au premier abord, le plan adopté dans les pages suivantes. Je me suis, au contraire, placé au point de vue suivant : dire que les Aphroditiens sont des Annélides errants, c'est dire en même temps qu'ils possèdent un certain nombre de traits généraux d'organisation bien connus et sur lesquels il m'a paru inutile d'insister. Mon attention s'est au contraire portée sur ce qui est particulier aux Aphroditiens, sur ce qui leur assigne un caractère propre, une place à part. L'on s'expliquera ainsi l'inégal développement donné aux différentes parties du présent travail.

J'ajouterai enfin que, lorsque les résultats énoncés dans des mémoires antérieurs étaient conformes à ceux que j'obtenais moi-même, j'ai pris pour base les travaux de mes prédécesseurs et me suis borné, au cours d'un résumé aussi bref que possible, à indiquer, s'il y a lieu, les rectifications de détail ou les additions qui m'ont paru nécessaires.

Montpellier, le 15 octobre 1899.



Chapitre I.

HISTORIQUE. — HABITAT ET MŒURS.

HISTORIQUE.

Dans la classification linnéenne le groupe des Vers comprenait un genre *Aphrodita* caractérisé par son corps aplati et ovalaire, en opposition avec les Néréides à corps grêle, cylindrique et filiforme. En raison même du peu de précision de sa diagnose, ce genre devait comprendre des animaux trop dissemblables pour qu'on pût lui conserver l'extension que lui avait donnée LINNÉ et dès 1789, BRUGUIÈRE, dans l'*Encyclopédie Méthodique*, le divisa en deux autres *Aphrodita* L. *s.str.* et *Amphinome* BRUG. SAVIGNY [20] démembra à nouveau le genre *Aphrodita* tel qu'on le comprenait depuis BRUGUIÈRE et créa la famille des Aphrodités, composée des trois genres *Halithea* SAV. (= *Aphrodita* L. *s.str.*), *Polynoe* SAV. et *Palmyra* SAV.

AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32] découvrent aux îles Chausey un certain nombre de types nouveaux qui viennent se ranger dans la famille des Aphrodités, dont ils changent le nom en celui d'Aphrodisiens. En raison de la diversité des formes connues grâce à leurs recherches et à celles de leurs prédécesseurs, ils se trouvent conduits à subdiviser en tribus la famille des Aphrodisiens, dès lors assez nombreuse en genres. Examinons rapidement leur classification; mais rappelons d'abord que les Aphrodisiens sont pour eux des Annélides errants caractérisés par ce fait que les anneaux successifs composant le corps sont dissemblables, certains appendices mous apparaissant et disparaissant alternativement dans une certaine étendue du corps; le dos est, en général, recouvert par des appendices squamiformes, les élytres, propres à la famille. Les Aphrodisiens, ainsi définis, se divisent en trois tribus. Tout d'abord, certains d'entre eux sont dépourvus d'élytres; ce sont les Aphrodisiens nus, représentés par le seul genre *Palmyra* SAV.; les autres, les Aphrodisiens à élytres, comprennent les Aphrodisiens ordinaires, chez lesquels ces élytres alternent avec des cirres dorsaux et des branchies rudimentaires (genres *Aphrodite* L. *s.str.*,

Polynoe SAV., *Polyodontes* REN.) et les Aphrodisiens vermiformes, dont le corps est franchement allongé et chez lesquels les élytres coexistent soit avec un cirre dorsal (genre *Sigalion* AUD. et H. MILNE-EDW.) soit avec un tubercule branchial (genre *Acoëtes* AUD. et H. MILNE-EDW.).

GRUBE [51] admet la classification que nous venons de résumer.

KINBERG [55 et 57] donne la description d'un grand nombre de genres nouveaux ; il croit devoir élever au rang d'ordre la famille des Aphrodisiens et reconnaît dans cet ordre sept familles dont les six premières comprennent tous les Aphrodisiens à élytres ; la septième (*Palmyracea*) correspond par suite exactement à la tribu des Aphrodisiens nus, définie plus haut d'après AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS.

SCHMARDA [61] assigne enfin au groupe qui nous occupe ses limites actuelles ; il réunit dans une seule famille, celle des *Aphroditacea*, les six premières de KINBERG, en conservant la septième (*Palmyracea*) avec les limites que lui avait assignées le savant suédois.

La plupart des auteurs ont, depuis 1861, adopté sur ce point la manière de voir de SCHMARDA et, par suite, la famille des Aphroditiens comprend aujourd'hui exclusivement les Polychètes errants chez lesquels certains segments sont pourvus d'élytres et qui présentent, au moins dans la partie antérieure du corps, une alternance de formes dans les appendices de l'anneau.

C'est de la famille très naturelle ainsi délimitée que nous nous occuperons désormais.

Certains zoologistes ont cependant continué à considérer comme autant de familles distinctes ce que nous définirons plus loin comme des tribus. C'est ainsi, par exemple, que MAC-INTOSH, dans tous ses travaux faunistiques, parle de la famille des Aphroditidae (tribu *Hermionina*) des familles des Polynoidae, Sigalionidae, Acoëtidae.

Il me paraît plus logique de réunir dans un même ensemble tous les Annélides pourvus d'élytres et je me range à l'avis de CLAPARÈDE, d'A. DE QUATREFAGES, d'EHLERS, de GRUBE, en considérant les Aphroditiens comme constituant une famille, dont les limites ont été indiquées pour la première fois par SCHMARDA [61].

Nous avons vu que, pour KINBERG, les Aphroditiens (*sensu* SCHMARDA) constituaient six familles ; des subdivisions ainsi établies dans ce que nous appelons la famille des Aphroditiens, quatre

seulement devaient subsister après les travaux de MALMGREN [66] et de GRUBE [75]; et si on laisse de côté deux genres, fort rares d'ailleurs, les Aphroditiens peuvent, d'après GRUBE [75] se grouper en quatre tribus autour des types suivants: *Aphrodite* L. *s.str.*, *Polynoe* SAV., *Sigalion* AUD. et H. M. EDW., *Acoëtes* AUD. et H. M. EDW.

Nous adopterons, à titre provisoire, la classification de GRUBE, et résumerons dans le tableau suivant les caractères distinctifs des tribus établies par lui dans la famille des Aphroditidæ.

- A. — Des segments avec des élytres, et d'autres, intermédiaires aux précédents, avec des cirres dorsaux.
- α₁. — Entre deux segments pourvus d'élytres, il s'intercale toujours, dans la partie antérieure du corps un segment avec des cirres dorsaux (1); dans la partie postérieure du corps, ou bien les élytres manquent, ou bien, entre deux segments à élytres, s'intercalent deux segments consécutifs pourvus de cirres dorsaux.
- α₁. — Corps trapu, 1 antenne seulement..... Hermioniens.
- α₂. — Corps ovale ou vermiforme, 2 ou 3 antennes. Polynoiniens.
- α₂. — Entre deux segments pourvus d'élytres, il n'y a jamais qu'un seul segment pourvu de cirres dorsaux, et il y en a toujours un d'ailleurs (1)..... Acoëtiens.
- B. — Les segments de la partie antérieure du corps qui portent des élytres alternent avec ceux qui sont nus (1). Dans la partie postérieure du corps, tous les segments portent des élytres..... Sigalioniens.
- C. — Tous les segments portent des élytres..... Polylepidiens.

HABITAT.

Distribution géographique. — La famille des Aphroditiens est largement représentée dans toutes les mers du globe, depuis les côtes du Groenland et du Spitzberg jusqu'au détroit de Magellan, dans la Méditerranée comme dans le Pacifique et l'Océan Indien.

Les grands voyages d'exploration entrepris dans la première moitié du siècle, celui notamment de la frégate suédoise « *Eugénie* », et celui qu'avait accompli SCHMARDA [61] avaient déjà permis aux

(1) Il y a exception constante pour les segments 4 et 5 qui, tous deux, portent des élytres.

zoologistes de se faire une idée de la répartition géographique de la famille dont nous nous occupons ici ; les travaux de GRUBE [78] sur les Annélides des Philippines, ceux de VON MARENZELLER [79] sur les Annélides du Japon méridional, les mémoires de LANGERHANS [79 et 84] sur la faune de Madère, ceux encore d'HASWELL sur les Aphroditiens d'Australie étaient aussi, à ce point de vue, des plus intéressants. Mais la plus belle contribution apportée à nos connaissances sur ce sujet est bien certainement celle de MAC-INTOSH [85] qui a étudié les Annélides recueillis par le « *Challenger* ». Les résultats obtenus au cours d'une croisière qui a duré près de cinq ans sont venus confirmer ce que l'on savait déjà, en même temps qu'ils comblaient de nombreuses lacunes ; les régions japonaise et australienne, particulièrement, ont fourni toutes deux nombre de types nouveaux des plus intéressants.

Il convient de remarquer que la plupart des genres ont une aire de dispersion très étendue ; il y a plus : certaines espèces se retrouvent en des points fort éloignés les uns des autres ; nous n'en citerons que quelques-unes particulièrement remarquables à cet égard : *Lepidonotus pleiolepis*, découvert au Japon par KOLB et décrit par VON MARENZELLER [79] a été observé à Dinard par DE ST-JOSEPH [88] ; *Eupolyodontes* (*Acoëtes*) ⁽¹⁾ *Cornishii* BUCHANAN a été signalé deux fois seulement : au Congo par miss BUCHANAN [91] et en Nouvelle-Calédonie par FAUVEL [97b] ; *Harmothoe imbricata* L. se trouve dans toutes les mers d'Europe ; VON MARENZELLER [79] l'a décrite du Japon et JOHNSON [97] des côtes de Californie ; enfin *Latmatonice producta* GR. que MAC-INTOSH [85] avait déjà signalée aux Açores et au Nord-Est de l'Australie a été draguée sur les côtes de l'Irlande par miss BUCHANAN [93], qui fait en outre mention d'un exemplaire provenant du Japon.

On sait, d'ailleurs, que d'une façon générale, la plupart des familles de Polychètes ont une aire de dispersion considérable ; par contre, l'extension bathymétrique de certains groupes est assez restreinte ; ainsi, d'après FAUVEL [97a] les Ampharédiens se rencontrent presque toujours à une assez grande profondeur. GRAVIER [96] donne les Phyllodociens comme des animaux littoraux ou pélagiques. D'autre part, en consultant les tableaux bathy-

(1) Les noms génériques entre parenthèses sont ceux qui doivent être substitués aux noms actuels si l'on adopte la classification établie plus loin (voir chapitre III).

métriques publiés par MAC-INTOSH [85] l'on voit, par exemple, que le nombre des Syllidiens, très considérable au voisinage de la surface, diminue rapidement à mesure que la drague opère à des profondeurs plus grandes.

Les Aphroditiens se comportent, à ce point de vue, d'une façon tout à fait différente. On les trouve, en effet, depuis le niveau de l'eau jusqu'aux plus grandes profondeurs où l'on ait rencontré des Annélides et c'est là un caractère qu'ils ne partagent qu'avec les seuls Polychètes sédentaires.

La *Drieschia pelagica* MICHAELSEN est pélagique au même titre que les Alciopiens.

Sur nos côtes de l'Océan et de la Manche l'on peut, à toutes les marées, recueillir en abondance un certain nombre de formes ; c'est ainsi qu'à Wimereux (Pas-de-Calais) j'ai toujours eu sans difficulté *Lagisca extenuata* GR., *L. varispina* SARS, *Lepidonotus squamatus* L., *Harmothoe impar* JOHNSTON, *Pholoe minuta* FABR., *Sthenelais Idunæ* RATHKE, *Sigalion Mathildæ* AUD. et H. MILNE-EDW.

D'autre part, en Méditerranée, à Cette, *Lagisca extenuata* GR., *Harmothoe impar* JOHNST., *Lepidonotus clara* MONT., *Hermation pellucidum* EHL., *H. Sabatieri* n. sp., *Pholoe synophthalmica* CLPD vivent à une profondeur très faible (0^m,50 à 4 mètres) soit dans l'étang de Thau, soit dans les canaux du port ; je signalerai encore la capture, dans les canaux, à une profondeur maxima de 5 mètres, d'un *Polydortes* (?) et celle aussi de *Psammolyce arenosa* DELLE CHIAJE.

A Cette, également, les pêcheurs apportent à la Station zoologique l'*Aphrodite aculeata* L. qu'ils draguent sur les fonds de 25 mètres à 35 mètres ; en même temps que les grands *Astropecten* dans les sillons ambulacraires desquels on trouve parfois un intéressant Polynoinien, *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE.

Mais, parmi les animaux que nous venons de citer, il n'en est pas un seul qui soit localisé dans cette zone littorale où nous l'avons signalé. LANGERHANS [79 et 84] a trouvé un certain nombre d'entre eux à des profondeurs pouvant atteindre 160 mètres et nous allons voir que quelques-uns descendent beaucoup plus bas encore.

Comme Aphroditiens des grands fonds, nous citerons d'abord les *Panthalis* (Acoètes) trouvés au large de Banyuls par PRUVOT et RACOVITZA [95] à 700 mètres de profondeur environ, en compagnie

de deux Polynoiniens, *Lepidasthenia elegans* GR. et *Harmothoe impar* JOINST. EHLERS [87] a signalé dans le golfe de Mexico une *Aphrodite* (*A. oblecta* EHL.) qui vit sur les fonds de 1.000 mètres et l'*A. aculeata* L. a été draguée à plus de 900 mètres de profondeur par le « *Knight Errant* ». Parmi les Annélides recueillis par le « *Porcupine* » se trouvait un Sigalionien dragué à 1.100 mètres et qu'EHLERS [75] a décrit sous le nom de *Leanira hystericis*. Le Polynoinien bathypélagique découvert par VON MARENZELLER [92], *Nectochaeta Grimaldii*, a été recueilli à 2.000 mètres de profondeur environ. Enfin entre 1.800 mètres et 3.600 mètres le « *Challenger* » a récolté six espèces d'Aphroditiens, et trois autres ont été encore rencontrées entre 4.500 et 5.500 mètres.

L'on est d'ailleurs étonné de voir combien sont diverses les conditions de pression auxquelles peut s'adapter une espèce donnée. *Lætmatonice producta* GR., dont nous avons déjà indiqué l'aire géographique très étendue, a une extension bathymétrique énorme (80 mètres à 5.200 mètres). *Polynoe platycirrata* MAC-INTOSH n'a été draguée que deux fois, à 70 mètres et à 4.500 mètres. Enfin nous avons déjà vu que l'*Harmothoe impar* et l'*Aphrodite aculeata*, si communes à la côte, vivent encore sur des fonds de 750 mètres à 1.000 mètres.

MODE DE VIE.

Les quelques données que l'on a sur le mode de vie des Aphroditiens permettent de les répartir, à ce point de vue, en cinq séries.

Les Hermioniens et la plupart des Polynoiniens sont des Annélides errants vivant les premiers sur les fonds vaseux ou formés de sables coquilliers, les seconds dans les prairies d'algues ou de zostères ou, de préférence, dans les endroits enrochés; presque tous sont remarquables par leur paresse et la lenteur de leurs mouvements.

Les Sigalioniens se tiennent enfouis à quelques centimètres de profondeur dans des sables grossiers, légèrement vaseux, sans que rien décèle leur présence au dehors.

Les Acoëtiens sont tubicoles: ce sont des Annélides très voraces qui doivent se tenir à l'affût à l'entrée de leur tube, enfoui lui-même dans le sol ou dans les fentes des rochers.

Quelques Polynoiens font exception à la règle générale dans leur tribu. Quelques-uns sont pélagiques : VIGIER [86] mentionne et décrit très brièvement une *Polynoe pelagica* qui n'est d'ailleurs peut-être qu'une forme jeune ; MICHAELSEN [92] a dédié à DRIESCH, qui l'avait découvert à Ceylan, un Polynoinien pélagique, *Drieschia pelagica* ; enfin le *Nectochaeta Grimaldii* signalé par VON MARENZELLER [92] est bathypélagique. L'on voit que ce quatrième groupe est jusqu'ici composé d'un nombre de formes très restreint.

Commensalisme.

La cinquième série, beaucoup plus importante est constituée par les Polynoiens qui jouent le rôle d'épizoaires. Je reprends ici, en la complétant d'après les travaux récents et d'après mes recherches personnelles, une énumération des cas de commensalisme ou de parasitisme de Polynoiens faite déjà par DE SAINT-JOSEPH [88]. Tous les groupes, ou presque, sont comme on le verra, mis à contribution par les Polynoiens commensaux.

Spongiaires. — Une éponge hexactinellide, *Euplectella aspergillum*, qui contenait aussi la curieuse *Syllis ramosa*, a fourni à MAC-INTOSH [85] la *Lagisca hexactinellidae* qui, comme la plupart des formes commensales d'ailleurs, est d'une transparence tout à fait remarquable.

Dans le même spongiaire vit une espèce des plus fragiles, la *Polynoe Euplectellæ* qui, d'après MAC-INTOSH [85], ne doit pouvoir s'adapter à aucun autre genre de vie que le commensalisme.

Cœlentérés. — C'est sur un Alcyonniaire du genre *Xenia* que SEMPER a trouvé aux Philippines l'animal décrit par GRUBE [78] sous le nom de *Polynoe rutilans* ; cet Aphroditien présentait la même coloration rouge que le Cœlentéré qui lui servait de support.

D'autre part, un coralliaire, *Acanella Normani* a fourni à VERRILL [85] la *Polynoe Acanellæ*.

La *Polynoe asterolepis* décrite par HASWELL [83] vit sur un *Tubipora*.

Il nous reste enfin à citer ici la *Polynoe aurantiaca* VERRILL qui vit entre les tentacules d'une actinie, la *Bolocera Tuediæ*.

Mollusques. — Parmi les Mollusques, *Cryptochiton Stelleri* abrite dans son repli branchial l'*Halosydna Lordi* BAIRD que l'on rencontre aussi entre le manteau et le pied de certains Fissurellides, *Glyphis aspera* et *Fissurella cratitia*.

Lucapina crenulata porte souvent, dans la cavité comprise entre le manteau et le pied un magnifique Polynoinien que JOHNSON [97] appelle *Polynoe pulchra*, mais qui doit rentrer dans le genre *Lepidasthenia*.

Mais, parmi les Invertébrés marins, deux groupes sont particulièrement riches en formes parasitées par des Polynoiniens : nous voulons parler des Echinodermes d'une part et des Annélides de l'autre.

Astérides. — Les Astérides nous offrent tout d'abord un certain nombre d'exemples ; beaucoup de ces animaux portent en effet des Polynoiniens qui, circulant dans les sillons ambulacraires, doivent, en se tenant au voisinage de l'orifice buccal, accaparer au passage une partie de aliments de l'échinoderme.

J'ai souvent trouvé à Cette des *Astropecten aurantiacus* et des *A. bispinosus* abritant ainsi un exemplaire d'*Acholoe astericola* DELLE CHIAJE. VON MARENZELLER [74] avait déjà confirmé ce fait de commensalisme signalé pour la première fois par DELLE CHIAJE [11], puis par CLAPARÈDE [70] (1). En même temps, le savant viennois note qu'à Triesté les *Astropecten pentacanthus* et *A. platyacanthus* peuvent aussi porter des *Acholoe*. PANCERI [75] ajoute à cette liste des hôtes d'*Acholoe astericola* la *Luidia fragilissima* ; HARVEY GIBSON y joint encore l'*Astropecten irregularis*, car l'animal qu'il décrit sous le nom de *Malmgrenia castanea* n'est autre que l'*Acholoe*, déjà signalée d'ailleurs comme commensale de cet *Astropecten* par CARRINGTON qui l'appelle *Polynoe asterinæ* (v. MAC-INTOSH [76a]). C'est sur cet *Astropecten* que l'*Acholoe* vit à Concarneau (GIARD *in litt.*).

HORNELL [91] a rencontré *Harmothoe lunulata* sur le même *A. irregularis*. CARRINGTON avait aussi mentionné ce fait de commensalisme.

(1) Je n'ai, par contre, jamais trouvé la *Stephania flexuosa*, Hésionien que CLAPARÈDE signale comme vivant, en compagnie de l'*Acholoe*, sur l'*Astropecten aurantiacus*.

JOHNSON [97] dit que sur *Asterias ochracea*, *A. Troschelii* et probablement aussi sur d'autres espèces d'*Asterias* vit un beau Polynoinien qui a été décrit par BAIRD [65] sous le nom d'*Halosydna fragilis*, mais qui doit rentrer dans le genre *Lepidasthenia*. Cet animal ne vit probablement pas confiné dans les sillons ambulacraires, car sa coloration est telle que, une fois placé sur la face dorsale de son hôte, il devient très difficile à apercevoir.

J. BONNIER a dragué au large du Portel (Pas-de-Calais) un *Solaster papposus* portant comme commensal l'*Hermadion fugax* GD (v. GIARD [90]) (1).

Enfin HORNELL [91] a trouvé *Hermadion pellucidum* EHLERS sur *Astropecten irregularis* et sur *Solaster papposus*.

Ophiurides. — Ce même *Hermadion pellucidum* a été trouvé sur *Ophiothrix alopecurus* par VON MARENZELLER [75] et sur *Ophiocoma rosula* par HORNELL [91].

Les collections du laboratoire de Wimereux contiennent des *Hermadion pellucidum* trouvés par GIARD sur *Ophiothrix fragilis* à la Pointe-à-Zoie.

Echinides. — De nombreux échinides nous présentent aussi des épizoaires appartenant au groupe qui nous occupe.

Malmgrenia (Harmothoe) castanea MAC-INTOSH vit sur le *Spatangus purpureus*.

Hermadion assimile GR. et KRÖY. a été trouvé par HARVEY GIBSON près de la bouche de l'*Echinus esculentus*.

GRUBE [76] a signalé la présence de *Polynoe (Harmothoe) cirrata* sur les zones ambulacraires du *Spatangus spinosissimus*.

SARS [72] a trouvé l'*Hermadion hyalinus* sur l'*Echinus rari-spinus*.

Notons en outre, avec GIARD [86], la présence sur l'*Echinus esculentus* et l'*E. sphaera* de l'*Hermadion echini* GD qui présente un mimétisme très net.

Enfin, j'ai trouvé à Cette l'*Hermadion Sabatieri* n. sp. vivant sur le *Strongylocentrotus lividus*.

(1) GIARD (*in litt.*) admet que *Hermadion fugax* n'est fort probablement qu'une variété d'*Hermadion pellucidum* EHL.

Holothurides. — Les Holothurides sont aussi mis à contribution par les Polynoiniens commensaux.

GIARD a décrit l'*Evarne* (*Harmothoe*) *pentactæ* qui se dissimule fort bien, grâce à son mimétisme, à la surface du corps de la *Cucumaria Planci*.

JOHNSON [97] cite comme très mimétique également la *Polynoe* (*Lepidasthenia*) *pulchra*, lorsqu'elle vit sur l'*Holothuria californica*.

J'ai vu, dans les collections du laboratoire de Wimereux un *Lepidonotus* d'espèce nouvelle commensal des Synapses; il avait été recueilli aux îles Glénans; ce même *Lepidonotus* est très abondant aussi à Roscoff et à Concarneau, il paraît plus fréquent sur *S. digitata* que sur *S. inhaerens* (GIARD, *in litt.*)

Parmi les Annélides, ce sont surtout les sédentaires qui sont attaqués par des Polynoiniens, ainsi qu'il est d'ailleurs assez facile de le prévoir.

Serpuliens. — J'ai toujours trouvé à Cette *Lepidonotus clava* MONT., *Lagisca extenuata* GR., *Harmothoe impar* JOHNSTON et *Hermadion pellucidum* EHLERS dans les amas en bouquets formés par les tubes calcaires de deux Serpuliens, *Vermilia infundibulum* et *Hydroides pectinata*; à maintes reprises j'ai rencontré les quatre formes, mais surtout la troisième dans les tubes vides de *Vermilia* ou d'*Hydroides*. Cette observation est à rapprocher de celle de DE SAINT-JOSEPH [88] qui a trouvé *Lagisca extenuata* dans un tube vide de *Serpula vermicularis*. En ce qui concerne les *Hermadion*, je suis disposé à croire que le fait est purement accidentel et que ces animaux vivent plutôt sur les *Strongylocentrotus lividus* toujours très abondants dans les cavités que laissent entre eux les tubes de Serpuliens. Et, pour *Lagisca extenuata* et *Harmothoe impar* j'ai pu constater bien souvent à Wimereux que ces formes vivent en grande abondance sous les pierres, à la côte; comme la plupart des Aphroditiens elles sont lucifuges et elles ne doivent chercher dans les bouquets de tubes de Serpuliens qu'un abri contre la lumière, trop vive pour elles à la faible profondeur où je les rencontre. J'ajouterai qu'elles y trouvent en même temps une nourriture abondante, chacun de ces amas servant aussi d'abri à un nombre vraiment prodigieux de petits crustacés (Amphipodes surtout).

Térebelliens. — DE SAINT-JOSEPH [88] a trouvé une *Harmothoe picta* DE ST-JOSEPH dans un tube de *Terebella (Lanice) conchilega* vide. Dans un tube, également vide, du même animal, MALAQUIN [90] a vu un exemplaire de *Lepidonotus squamatus* L.

Mais, alors même qu'ils sont encore habités par l'animal qui les a construits, les tubes des Térébelliens renferment souvent des Polynoiens commensaux.

DE SAINT-JOSEPH [88] a découvert l'*Harmothoe Mac-Leodi* MAC-INTOSH dans un tube de *Lanice conchilega* et RAY-LANKESTER l'*Antinoe (Harmothoe) nobilis* dans les tubes de *Terebella nebulosa* (1).

AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32] avaient déjà signalé la présence de *Polynoe scolopendrina* SAV. dans les tubes de *Terebella* et MAC-INTOSH [85], qui confirme le fait, indique comme hôte *T. nebulosa*. A Wimereux, cette *Polynoe* n'est pas rare dans les tubes de *Lanice conchilega* de la zone profonde.

MAC-INTOSH [76a] dit que *Polynoe (Harmothoe) lunulata* vit dans les tubes de *Polycirrus*.

HORNELL [91] a trouvé *Polynoe Johnstoni* et *Nychia cirrosa* sur *Thelepus cincinnatus*.

Lepidonotus brevisetosus KBG est, d'après JOHNSON [97] commensal des *Thelepus* et des *Amphitrite*.

Amphitrite Edwardsi donne asile à *Harmothoe imbricata* et à *Nychia cirrosa* comme DE ST-JOSEPH l'a constaté à Dinard [88] et au Croisic [98]. *Lepidametria commensalis* WEBSTER vit dans les tubes d'*A. ornata*. La *Polynoe (Lepidametria) gigas* JOHNSON est également commensale d'une grande *Amphitrite*. Enfin JOHNSON [97] a décrit sous le nom de *Polynoe reticulata* un animal nouveau, également parasite des *Amphitrite* (2).

Arénicoliens. — On doit à DE ST-JOSEPH [88] la description de l'*Harmothoe arenicola* commensale de l'*A. marina*.

(1) Pour MAC-INTOSH [76a] cette *Antinoe* n'est autre chose que l'*Harmothoe areolata* GR.

(2) Ce nom faisant double emploi avec une dénomination de CLAPARÈDE [68], je donnerai à l'animal en question le nom spécifique de *Johnsoni*; l'espèce en question doit d'ailleurs rentrer dans le genre *Lepidonotus* tel qu'il est défini plus loin.

Chétoptériens. — Les Chétopères possèdent, eux aussi, des Polynoiniens commensaux décrits à maintes reprises sous des noms divers. Ainsi que l'a montré MALMGREN [67], qui a eu entre les mains les échantillons de l'auteur anglais, BAIRD [61] a confondu sous le nom unique de *Lepidonotus cirratus* var. *parasiticus* deux espèces pourtant bien distinctes et que l'on trouve fréquemment ensemble dans les tubes de *Chaetopterus variopedatus* (Ch. *insignis* BAIRD); MALMGREN les désigne respectivement sous les noms de *Nychia cirrosa* et de *Laenilla glabra*. RAY LANKESTER a plus tard décrit à nouveau la seconde de ces formes sous le nom d'*Harmothoe Malmgreni*, et enfin GIARD [86] a montré que *Laenilla glabra* MALMGREN est synonyme de *Polynoe setosissima* SAV.

MALAQUIN [90] a trouvé une *Harmothoe areolata* GR, dans un tube de Chétopère; semblable observation avait déjà été faite par COOPER, d'après MAC-INTOSH [76a].

On voit, en résumé que le *Chaetopterus variopedatus* possède trois Polynoiniens commensaux, *Nychia cirrosa* PALLAS, *Laenilla* (*Harmothoe*) *setosissima* SAV. et enfin, plus rarement, *Harmothoe areolata* GR.

Le *Spiochaetopterus Challengeriae* a pour parasite la *Polynoe ocellata* MAC-INTOSH.

Cirratulien. — *Halosydna gelatinosa* SARRS vit à Dinard dans les trous de *Nerine* (DE ST-JOSEPH [88]). Mais c'est aussi un animal menant souvent une vie libre.

Annélides errants. — MAC-INTOSH [76a] a le premier signalé un cas de commensalisme d'un Polynoinien avec un Annélide errant, il s'agit de l'*Harmothoe Marphysæ* qui vit dans les trous creusés par la *M. sanguinea* (1); la même année, le même auteur [76b] découvrit dans le trou d'une *Eunice* la *Lagisca Jeffreysi*.

WEBSTER [79] a signalé un cas de commensalisme intéressant: l'*Antinoe* (*Harmothoe*) *parasitica* WEBST. vit sous les élytres de la *Lepidametria commensalis*, laquelle, comme nous le savons, est elle-même parasite de l'*Amphitrite ornata*.

(1) Cette *Harmothoe* n'est pas rare à Wimerceux sur les *Marphysa* habitant des tubes creusés dans les grès schisteux du Portlandien, d'où on ne peut les extraire qu'à coups de marteau.

Enfin MAC-INTOSH [85] a trouvé de nombreux exemplaires d'*Ecarne* (*Harmothoe*) *Kerguelensis*, sur une *Læmatonice producta* GR.

Tuniciers. — Les Tuniciers, eux aussi, sont parasités par certains Polynoiens.

HASWELL [83] a décrit une *Antinoe* (*Harmothoe*) *ascidiicola* vivant sur une ascidie composée dont il n'indique pas le nom.

Le « *Challenger* » a recueilli au Sud de l'Australie, à une profondeur de 4.750 mètres un ascidie qui contenait dans sa chambre branchiale un exemplaire d'un type nouveau et aberrant *Polynoe* (*Herdmanella*) *ascidioides* MAC-INTOSH. L'ascidien en question est l'une des trois formes suivantes : *Styela bythia*, *Styela squamosa* ou *Abyssascidia Wyvillei*, sans qu'il soit possible, à la lecture des « *Report* » d'HERDMAN et de MAC-INTOSH et du « *Summary* » de JOHN MURRAY d'arriver à une précision plus grande.

NUTRITION.

Quel que soit d'ailleurs leur mode de vie, les Aphroditiens sont toujours carnassiers. DALYELL [53], EHLERS [64], JOYEUX-LAFFUIE [90], HASWELL [83], MAC-INTOSH ont vu des Polynoiens conservés en captivité s'attaquer à d'autres Annélides placés dans le même vase.

L'examen du tube digestif d'un Aphroditien quelconque fournit d'ailleurs des renseignements assez complets sur son mode d'alimentation ; on trouve dans le contenu de l'intestin de nombreux débris animaux mélangés à un grand nombre de diatomées, ingérées sans doute en même temps que la proie. Les Crustacés (Amphipodes et Isopodes surtout), les Annélides (y compris les Aphroditiens), les Hydraires, les Spongiaires les plus divers sont les aliments ordinaires des formes dont nous parlons. On peut trouver aussi, mais plus rarement, dans l'intestin de ces animaux, des mollusques (petits Gastéropodes, fragments de Ptéropodes ?) et des plaques ou spicules calcaires paraissant avoir appartenu à des Holothuries.

Les Acœtiens sont particulièrement voraces : celui qui fut capturé dans le golfe de Marseille par R. ST-LOUP [89], s'était jeté sur une ligne dont l'hameçon était garni de l'abdomen d'un gros Pagure et une petite dorade mourut en quelques minutes après avoir été mordue par cet animal.

PARASITES DES APHRODITIENS.

Parasites externes. — Nous avons dit que la plupart des Aphroditiens étaient remarquables par leur vie peu active ; c'est là, on le comprend facilement, une circonstance de nature à favoriser la fixation des corps étrangers les plus divers sur leur face dorsale, sur les élytres par conséquent ou, chez les Hermioniens, sur la voûte feutrée ; et lorsqu'on sait qu'un courant d'eau assez vif est entretenu sur cette face dorsale soit par le jeu des élytres, alternativement soulevés et abaissés, soit par le mouvement de nombreux cils vibratiles on ne s'étonnera pas que les parasites se développent ici avec une abondance exceptionnelle.

DE ST-JOSEPH [88] a signalé un certain nombre de ces parasites. Je reprends ici, en la complétant, cette partie de son travail.

Protozoaires. — Les auteurs se contentent, dans la plupart des cas d'indiquer la classe à laquelle appartiennent les Protozoaires vivant sur les Aphroditiens ; sur diverses formes ont été ainsi signalés des Foraminifères à test calcaire ou siliceux, des Infusoires, des Acinétiens.

Parmi les Infusoires on peut citer plus particulièrement la *Trichodina Auerbachi* que DE ST-JOSEPH [88] a observée sur les élytres de l'*Halosydna gelatinosa* SARS et la *Cothurnia maritima* qui, d'après le même savant, se trouve parfois sur la *Sthenelais Idunae* RATHKE. Sur de nombreux exemplaires de *Lagisca*, de *Lepidonotus* et d'*Harmothoe* j'ai trouvé les élytres absolument couverts de touffes de Vorticellides (*Zoothamnium* et *Epistylis*).



FIG. 1. — Organisme parasite sur *Eulagisca corrientis* (d'après MAC-INTOSH).

Il est difficile de se prononcer sur la position systématique du curieux organisme signalé par MAC-INTOSH [85] sur l'*Eulagisca corrientis* ; son aspect (fig. 1) rappelle un peu celui d'une petite Lucernaire.

Spongiaires. — Les *Aphrodite aculeata* L. draguées à St-Vaast la-Hougue, et celles que l'on trouve parfois rejetées en nombre

immense à la côte, soit à Calais, soit au Blanc-Nez, portent souvent de beaux exemplaires de *Dysidea fragilis* [GIARD, *in litt.*]. Des Spongiaires ont été aussi trouvés par MAC-INTOSH [85] sur des *Lætmatonice producta* provenant des îles Kerguelen.

Cœlentérés. — Les cas de parasitisme de Cœlentérés sur les Aphroditiens sont excessivement nombreux ; mais, ici encore, à raison peut-être de la vulgarité même du fait, les auteurs n'ont pas fait de déterminations exactes ; des polypes hydraires ont été fréquemment signalés sur les élytres de Polynoiniens ou sur le feutrage dorsal d'Hermioniens ; j'en ai moi-même observé sur des *Lepidonotus clava* et sur des *Lagisca extenuata* dont les élytres postérieurs en portaient des quantités vraiment prodigieuses.

Echinodermes. — MAC-INTOSH [85] a signalé des *Synapta* fixées aux faisceaux de soies d'une *Lætmatonice producta* GR. var. *benthaliana* MC-INT.

Nématodes. — J'ai souvent vu des Nématodes circulant entre les parapodes ou dans les faisceaux de soies des diverses formes que j'ai pu étudier. Chez l'*Aphrodite aculeata* j'en ai trouvé aussi sous le feutrage dorsal.

Brachiopodes. — Une jeune *Terebratula* était fixée aux soies d'une *Lætmatonice producta* var. *Wyvillei* provenant des mers du Sud (MAC-INTOSH, [85]).

Bryozoaires. — Les *Aphrodite aculeata* servent souvent de support à de nombreux bryozoaires, *Bugula*, *Cellaria*, *Catenularia*, etc., ainsi que je l'ai vu à Cette.

Dans la Manche, ce même Hermionien porte parfois des *Pedicellina gracilis* (GIARD, *in litt.*).

Une forme voisine, que MAC-INTOSH [85] rapporte à l'*Aphrodite echidna* DE QFGS, mais qui, d'après MALARD, constituerait une espèce nouvelle *A. magellanica*, possède aussi une *Pedicellina* parasite.

La *Pedicellina belgica* a été trouvée à Dinard par DE ST-JOSEPH [88] sur un exemplaire d'*Hermadion pellucidum* EHL.

Une *Pedicellina* a été encore vue par MAC-INTOSH [77] sur l'*Eupolynoe occidentalis* MC-INT.

BARROIS a trouvé sur des *Aphrodite aculeata* de la Manche un *Loxosoma* qu'il considère comme étant le *L. singulare* KEF. Peut-être est-ce là cependant la même forme (*L. claviforme* HINCKS) que l'on trouve souvent sur les *Hermione hystrix* SAV. provenant de Guernesey (GIARD, *in litt.*).

Enfin MAC-INTOSH, dans divers travaux, a encore noté l'existence de *Loxosoma* sur les espèces suivantes d'Aphroditiens.

Læmatonice producta GR. (1). Aux îles Kerguelen.

Psammolyce Herminiae AUD. et M. EDW. Baie de Tanger.

Lagisca rarispina SARS. Mers du Nord et Golfe de Saint-Laurent.

Lagisca magellanica var. *Grubei* MC. INT. Îles du prince Edouard.

Lagisca antarctica MC. INT. Mers du Sud.

Harmothoe Sarsi MGRN (= *H. Badia* THEEL). Mers du Nord.

Eunoa (*Harmothoe*) *capensis* MC. INT. Cap de Bonne-Espérance.

Annélides. — CLAPARÈDE [70] a signalé la présence fréquente, sur le feutrage dorsal de l'*Aphrodite aculeata* du *Branchiomma vigilans*. A Cette, où ces deux espèces d'Annélides sont très communes, j'ai souvent constaté que, comme le dit le savant genevois, les tubes du *Branchiomma* perforent le feutrage dorsal de l'*Aphrodite*, leur extrémité antérieure plongeant dans la cavité comprise entre ce feutrage et les élytres.

L'*Aphrodite australis* BAIRD peut de même porter une *Sabelaria* (MAC-INTOSH [85]) et, sur une *Læmatonice producta* recueillie aux îles Kerguelen, le même auteur a trouvé de nombreux Annélides tubicoles fixés à la voûte dorsale.

Il n'est pas rare non plus de trouver des Annélides errants fixés sur cette voûte feutrée que possèdent certains Hermioniens; ils y sont retenus par le mucus qui fait adhérer aux soies capillaires les grains de sable et les particules de vase. On peut noter, dans cet ordre d'idées, la présence sur *Læmatonice producta* GR. de l'*Evarne* (*Harmothoe*) *Kerguelensis* MC.-INT.

J'ai observé aussi des Syllidiens et de petits Euniciens qui se trouvaient emprisonnés entre ce feutrage et le corps, chez l'*Aphrodite aculeata* L.

Enfin, c'est sous les élytres de la *Lepidametria commensalis* WEBST. que WEBSTER a trouvé l'*Antinoe* (*Harmothoe*) *parasitica*.

(1) Cet échantillon portait aussi d'autres Bryozoaires indéterminés.

Mollusques. — L'Acoëtien gigantesque que R. ST-LOUP [89] a trouvé dans le golfe de Marseille portait, fixés à la face ventrale, de petits bivalves dont la détermination n'a pu être faite.

Acariens. — Sur les nombreux spécimens que j'ai examinés j'ai souvent vu, courant sur le dos ou cramponnés aux soies, des Acariens que je n'ai malheureusement pas pu déterminer. DE ST-JOSEPH [88] a signalé comme parasite de la *Sthenelais Idunæ* RATHKE l'*Halacarus olivaceus* GR.

Ascidieus. — Sur *Lætmationice producta* GR. et sur *Euphione Elisabethæ* MC.-INT. MAC-INTOSH [85] a observé des ascidiens dont il ne précise pas le genre.

Il ne me semble pas que l'on puisse vraiment parler de parasitisme dans les divers cas qui viennent d'être rappelés; car s'il est bien évident parfois que les animaux ainsi fixés sur des Aphroditieus se trouvent placés dans des conditions particulièrement favorables pour eux, on ne voit pas, d'autre part, en quoi leur présence pourrait nuire à l'Annélide qui les porte; s'ils sont parasites, c'est tout au plus par emprunt de la force, et l'Aphroditien ne leur sert que de support. Les crustacés dont nous allons parler maintenant vivent au contraire aux dépens de l'hôte sur lequel ils sont fixés.

Crustacés. — GIARD et BONNIER [91], dans leur revision des Sphéronellidæ, ont indiqué l'habitat d'un certain nombre de ces Copépodes, appartenant à la sous-famille des Hérpyllobiinae et vivant sur des Aphroditieus. La liste que l'on trouvera ici est empruntée à ce travail, auquel je renvoie pour la bibliographie complète de la question.

Herpyllobius arcticus STEENST. et LUTKEN (= *Silenium Polynoes* KRÖYER), parasite de

Harmothoe imbricata L. Groenland.

H. scabra ERST. Mer de Kara.

Nychia Amundseni MGRN. Golfe de St-Laurent (Canada).

Herpyllobius crassirostris SARS (sub *Silenium*), parasite de

Harmothoe impar JOHNST. Norwège.

Herpyllobius affinis SARS, parasite de
Harmothoe Sarsi MGRN. Mer de Kara.

Eurysilenium truncatum SARS, parasite de
Harmothoe imbricata L. Norwège.

Eurysilenium oblongum HANSEN, parasite de
Harmothoe Sarsi MGRN. Mer de Kara.

DE ST-JOSEPH [88] a en outre rappelé que le *Selius bilobus* KRÖYER vit, dans la Baltique, sur le *Lepidonotus squamatus* tandis que *Selioides Bolbroei* LEVINS. et *Selioides* sp. cf. *Bolbroei* sont parasites, respectivement, d'*Harmothoe imbricata* L. et de *Nychia cirrosa* PALL. Il cite encore, d'après HORST, un siphonostome voisin des *Nereicola* et qui s'attaque aux *Lagisca rarispina* SARS (1).

Il reste à compléter cette liste par l'adjonction de la *Leaniricola ovata* MC.-INT. qui a été trouvée sur *Leanira hystricis* EHL (MAC-INTOSH [76 b]) et sur *Leanira (Sthenelais) arcolata* MC.-INT (MAC-INTOSH [85]).

Parasites internes. — MAC-INTOSH [77] a décrit sur une *Nychia cirrosa* PALL. de petits tubercules blanchâtres bourrés de corps ovoïdes : il s'agit fort probablement là d'un parasite que le même auteur [85] a signalé à nouveau sur un exemplaire d'*Hermadion Kerguelensis* MC.-INT. et chez une *Leanira (Sthenelais) arcolata* MC.-INT.

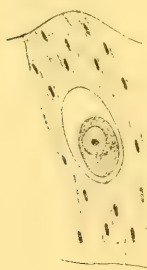


FIG. 2. — *Leanira Giardi* :
sporozoaire parasite dans
l'épiderme.

Je n'ai jamais trouvé de semblables parasites. Mais peut être faut-il rapprocher des observations précédentes celle que j'ai pu faire sur *Leanira Giardi* n. sp. et sur *Lepidonotus clava* MONT. Chez ces deux formes j'ai vu, dans de véritables kystes épidermiques, un corps ovoïde, qui est évidemment un sporozoaire (fig. 2).

REDI a décrit un *Tetrarhynchus Aphroditæ* que VAULLEGEARD, dans ses « *Recherches sur les Tétrarhynques* », déclare avoir vainement recherché dans les

(1) DE ST-JOSEPH a donné des indications bibliographiques très précises, auxquelles le lecteur pourra se reporter. Je n'ai pas pu me procurer les mémoires qu'il cite.

Aphrodite de la Manche. Je n'ai pas été plus heureux, et les *Aphrodite aculeata* très nombreuses que j'ai examinées à Cette ne possédaient pas ce parasite.

On doit à RAY LANKESTER (1) la description d'un sporozoaire parasite du tube digestif d'une *Aphrodite* dont l'espèce n'est pas indiquée. Les *A. aculeata* de Cette ne m'ont jamais fourni cette *Monocystis Aphrodite*.

EHLERS [64] a décrit et figuré, chez la *Sthenelais limicola* EHL., des amas de corpuscules clairs, piriformes, dont les pointes sont tournées vers le centre de l'amas, leur extrémité arrondie en occupant la périphérie. L'auteur admet qu'en poursuivant leur évolution ces amas doivent constituer les corps mûriformes un peu plus volumineux qu'il trouve dans d'autres anneaux à la même place, c'est-à-dire dans la cavité générale, à la base des parapodes, et qu'il décrit comme formés de corpuscules irréguliers, de forme grossièrement arrondie. Chacun des corpuscules piriformes dans le premier cas, ou, dans le second, chacun des corpuscules arrondis doit fort probablement être considéré comme un spermatoblaste et les amas décrits seraient par conséquent des testicules à divers stades de leur évolution; c'est là, du moins, l'opinion d'EHLERS qui cite à l'appui de cette manière de voir ce fait que dans certains organes segmentaires il a pu voir des corps arrondis absolument analogues à ceux qui constituent les amas mûriformes. L'on verra plus loin que les organes considérés par EHLERS comme des néphridies sont en réalité des cœcums et par suite l'observation précédente prouve précisément le contraire de ce que le savant allemand prétend en déduire: elle montre, à n'en pas douter, que les corpuscules arrondis ne sont pas des spermatoblastes et que, par conséquent, les amas qu'ils forment ne sont pas des testicules.

Ces corpuscules piriformes ou arrondis, doivent être des parasites analogues à ceux dont je vais parler maintenant.

Il n'est pas rare de trouver, dans le liquide cœlomique des Aphroditiens, des parasites qui, sous leur forme la plus simple, apparaissent sous l'aspect d'une petite masse arrondie ou ovoïde,

(1) Le travail de R. LANKESTER a paru dans le « *Quarterly Journal of Microscopical Sciences* New Series tome 3 (1863). Dans le *Thierreich* de F. E. SCHULZE (*Sporozoa*) LABBÉ range cette forme dans le genre *Doliocystis* LÉGER.

ou encore cordiforme et aplatie ; mais très souvent aussi, des corps semblables à celui que nous venons de décrire sont groupés, de façons

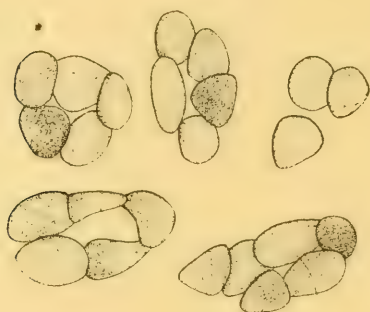
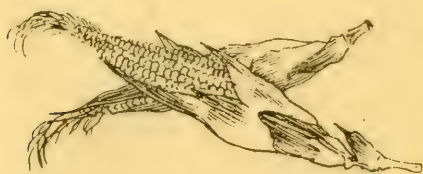


FIG. 3. — *Aphrodite aculeata* L. Sporozoaires vivant dans le liquide de la cavité générale.

diverses, en amas qui en comprennent de 2 à 5 (fig. 2), on trouve aussi, mais beaucoup plus rarement, de semblables amas comprenant un nombre plus considérable d'éléments ; chez diverses formes enfin (*Leanira Giardi*, *Lagisca extenuata*) ces corps isolés ou groupés étaient parfois englobés

par des amibocytes. Je pense qu'il s'agit là d'un sporozoaire, dont je n'ai pu suivre l'évolution.

Quant aux corps arrondis signalés par EHLERS [64] dans le cœcum de *Sthenelais limicola* EHL. ce sont sans doute des états enkystés d'une coccidie, tels que j'ai pu les observer aussi dans le cœcum de *Leanira Giardi*.



Chapitre II.

MORPHOLOGIE EXTERNE.

FORME DU CORPS.

Bien que le type de la famille des Aphroditiens eût été d'abord caractérisé par son corps aplati et ovalaire, DE BLAINVILLE [28] n'hésita pas à rattacher à cette famille la *Phyllodoce maxillosa*, type du genre actuel *Polyodontes*, qui par la forme de son corps rappelle beaucoup plus les *Eunice* par exemple que les *Aphrodite*; nous avons vu aussi que les Sigalioniens, les Acoëtiens et les Polylépidiens ont un corps franchement vermiforme; parmi les Polynoiniens, certains sont grêles et allongés, comme *Polynoe scolopendrina* SAV., comme aussi *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE et *Lepidasthenia elegans* GR.; mais, dans la plupart des genres de cette tribu le corps est court, déprimé, et de forme ovalaire (*Lepidonotus*, *Harmothoe*, *Hermadion*, *Lagisca*, *Iphione*); cette disposition s'accroît encore lorsqu'on passe des Polynoiniens aux Hermioniens, pour atteindre son maximum chez le représentant le plus anciennement connu de la famille, chez *Aphrodite aculeata* L.; cet Annélide est d'ailleurs connu des pêcheurs de Cète sous les noms caractéristiques de *Ver plat* ou de *Pou*.

Nous remarquerons que, si l'on ne s'occupe que de la forme du corps, les Polynoiniens peuvent être considérés comme le groupe central de la famille; en partant d'espèces à corps court, comme celles des genres *Harmothoe* et *Lepidonotus*, on peut constituer à l'intérieur de cette tribu deux séries dont l'une, par les *Iphione*, conduit aux Hermioniens, tandis que, dans l'autre, des formes telles que *Lepidasthenia* et *Acholoe* constituent un acheminement vers les Acoëtiens et les Sigalioniens.

Une autre remarque qui s'impose aussi est relative aux Sigalioniens, tels que les définit GRUBE; ils sont en général allongés et leur corps est presque cylindrique. Cependant le genre *Eulepis* se distingue de tous les autres de la tribu par son corps court, massif et aplati.

Taille. — La taille des Aphroditiens n'est pas moins variable que leur forme. Les Sigalioniens appartenant au genre *Pholoe* peuvent à bon droit être rangés parmi les plus petits des Annélides errants ; dans la même tribu, des *Sthenelais* et des *Sigalion* atteignent 30 cent. de longueur ; encore ne sont-ce là que de petits animaux à côté de certains Acoétiens, qui peuvent mesurer 2 mètres de longueur sur une largeur de plus de 2 centimètres, d'après ST-LOUP [89].

Les Polynoiens sont en général de taille moyenne ou même petite et l'on peut citer comme une exception la *Polynoe* (*Lepidamertia*) *gigas* JOHNSON, qui atteint une longueur de 23 centimètres.

Les Hermioniens peuvent, par contre, présenter un volume assez considérable ; les *Aphrodite aculeata* mesurant 10 cent. de longueur sur 3 cent. de largeur sont communes et l'on a conservé des exemplaires de cette espèce, qui, après un long séjour dans l'alcool, dont on connaît l'action ratatinante, mesuraient encore 18 cent. sur 6 centimètres.

Nombre des segments. — Le nombre des segments, toujours très considérable dans les espèces vermiformes, varie, chez ces types, dans des limites très étendues. Au contraire, dans les espèces à corps trapu, ce nombre, toujours assez faible, présente une constance remarquable et peut fournir un excellent criterium pour la détermination. C'est là, malheureusement, un caractère auquel les anciens auteurs n'ont pas toujours accordé une importance suffisante, alors qu'ils se sont, au contraire, appesantis parfois sur des détails d'un intérêt beaucoup moindre.

Coloration. — En ce qui concerne, par exemple, la coloration, il est facile de se rendre compte du peu d'intérêt des caractères que l'on en peut tirer, au moins dans la grande majorité des cas.

Chez la plupart des Polynoiens, les élytres sont couverts de corps étrangers les plus divers (grains de sable, diatomées, vorticellides, spores d'algues, etc., etc.), qui masquent la coloration vraie de l'élytre ; l'on peut d'ailleurs, en comparant, après nettoyage, les élytres d'individus d'une même espèce, s'assurer que bien souvent leur coloration vraie varie dans des limites beaucoup trop étendues pour qu'il soit possible d'en tenir un compte sérieux dans une diagnose : c'est ainsi, par exemple, que chez *Lepidonotus clava*

MONT. l'élytre peut présenter, ou non, une tache blanche en forme de croissant, un peu en arrière et en dehors de l'attache élytraire.

La coloration du corps lui-même est des plus variables ; *Hermadion pellucidum* EHLERS a, d'ordinaire, le dos marqué de taches brunes transversales, ainsi que dit CLAPARÈDE [68]. LANGERHANS [79] en a signalé des exemplaires presque incolores à côté d'autres presque complètement bruns ; il a observé un spécimen dont les segments 6 à 12 étaient dépourvus de toute pigmentation et d'autres dont le corps était entièrement d'un brun rosé ; j'ai trouvé à Cette des individus qui présentaient ces mêmes particularités et d'autres dont les bandes transversales étaient d'un vert franc.

D'autre part, si *Lepidonotus clava* MONT. présente toujours sur le milieu du dos une ligne sombre formée par la juxtaposition de deux séries longitudinales de taches pigmentées, la distribution du pigment sur le reste du corps est sujette aux variations les plus considérables.

En outre, l'on peut dire d'une façon générale que les formes commensales ont une coloration qui varie avec celle de leur hôte.

Enfin, dans une même espèce, la coloration change suivant le sexe de l'individu et l'époque à laquelle on l'examine. J'en citerai seulement quelques exemples.

Chez *Lagisca extenuata* GR., la femelle, normalement blanche, acquiert au moment de la reproduction une jolie teinte orangée due à la coloration d'un mucus agglutinant les œufs. A la même époque, le mâle devient d'un blanc plus laiteux, opaque.

Chez *Lepidonotus clava* MONT., la couleur habituelle (rose-chair) fait place, dès que l'élaboration des produits sexuels a acquis une certaine importance, à une coloration brune chez les femelles, blanche chez les mâles.

Les femelles d'*Acholoe astericola* DELLE CHIAIE chargées d'œufs présentent une coloration qui peut varier du rose pâle au rouge minium. Certaines *Sthenelais* présentent un phénomène analogue. Dans ces deux derniers cas les mâles sont toujours d'une teinte blanche, qui est aussi celle des femelles après la ponte.

Transparence. — Quelques Aphroditiens seulement peuvent, en raison de la translucidité de leurs tissus, fournir un objet d'études favorable pour l'examen sur le vivant ; je citerai seulement ici comme permettant l'étude grossière des principaux organes sur le vivant

les *Lagisca*, les *Hermadion*, les *Acholoe* et quelques autres Polynoiniens, pour la plupart commensaux, enfin les *Sthenelais* et des *Sigalion*. Mais ce ne sont là que de trop rares exceptions et la plupart des Aphroditiens sont absolument opaques.

Phosphorescence. — Laissant de côté, pour le moment, toute discussion sur les causes du phénomène de phosphorescence et sur le siège de ce phénomène, nous nous bornerons à constater qu'un nombre assez considérable d'Aphroditiens peuvent émettre une lumière bleuâtre ou verdâtre assez vive. On dit en général que ce fait a été signalé pour la première fois par EHRENBURG [31] chez un animal qu'il appelle *Polynoe fulgurans*. En réalité il existe une observation antérieure, due à FRÉMINVILLE [13] qui a vu chez un *Lepidonotus* une lumière émanant de la base des pieds. Depuis EHRENBURG le phénomène a été revu par DE QUATREFAGES [43, 50 a] par PANCERI [74, 75], par MAC-INTOSH [76 a], par GIARD [82, 86], par KALLENBACH [83], par HASWELL [83]. Je l'ai personnellement observé chez quatre espèces : *Lagisca extenuata* GR., *L. rarispina* SARS, *Harmothoe torquata* CLPD. et *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE.

Autotomie. — C'est un fait bien connu que les Aphroditiens en général, mais plus spécialement certains Polynoiniens, autotomisent avec la plus grande facilité soit leurs différents appendices (cirres dorsaux, antennes, urites, élytres) soit même la partie postérieure de leur corps. Je rappellerai par exemple qu'il est excessivement difficile d'obtenir *Hermadion pellucidum* EML. autrement qu'à l'état de fragments, souvent dépourvus de tout appendice. La *Lagisca extenuata* GR. autotomise aussi très facilement la partie postérieure de son corps, ses élytres et ses cirres dorsaux. *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE est encore une forme des plus fragiles.

Cette fragilité est toujours compensée par un pouvoir considérable de régénération.

J'ai souvent constaté que lorsqu'une Polynoinien voisin de l'état de maturité sexuelle vient de pratiquer l'autotomie de sa région postérieure, il se produit immédiatement une émission rapide de produits génitaux par la voie naturelle : on voit les œufs ou le sperme sortir à la pointe des papilles ventrales.

Il y a là un cas d'*autotomie reproductrice* comparable à celui que GIARD a signalé depuis longtemps chez *Tipula*.

Tous les zoologistes qui se sont occupés de l'étude des Polychètes ont reconnu, en dehors de toute théorie, que le corps de ces animaux comprend trois régions : le *lobe céphalique* (tête), le corps ou *soma* constitué par un certain nombre de segments disposés en série linéaire et enfin le *pygidium*, encore appelé telson ou poriprocte (1). Ainsi que l'a démontré MEYER, on doit considérer ces trois parties, tête, soma, pygidium comme morphologiquement équivalentes entre elles.

LOBE CÉPHALIQUE.

La tête se trouve toujours, chez les Aphroditiens, enfoncée comme un coin dans les premiers segments somatiques dont les parties latérales ont, par suite, subi une déviation qui a eu pour effet de les ramener vers l'avant.

La forme de la tête, le nombre des appendices qu'elle porte sont assez variables et peuvent fournir de bons caractères pour la classification.

Le lobe céphalique est en général arrondi ; l'on admettait qu'il peut porter à sa partie antérieure et ventrale une saillie plus ou moins prononcée qui, partant du bord frontal, descend jusqu'à la bouche ; c'est ce que KINBERG a appelé le *tubercule facial* ; bien net chez les Hermioniens et dans le genre *Iphione*, ce tubercule facial est en général à peine indiqué chez les Polynoiens et fait complètement défaut dans les autres tribus. Nous verrons plus loin que ce tubercule *dit* facial ne dépend pas de la tête, mais bien du premier segment somatique et nous étudierons les diverses formes qu'il peut présenter.

C'est surtout chez les Polynoiens que se manifestent les variations de forme du lobe céphalique, dont on trouvera plus loin les principaux types, à propos de la classification.

Le nombre des appendices céphaliques peut aussi, comme nous l'avons dit, fournir des caractères précieux pour la taxonomie.

(1) On emploie encore les noms de segment céphalique et de segment anal pour désigner le lobe céphalique et le pygidium. Ces dénominations doivent être évitées : la tête et le telson ne sont pas des segments. Voir à ce sujet les mémoires de RACOVITZA [96], de GOODRICH [97] et de GRAVIER [98].

Palpes. — L'on trouve toujours, insérés à la face ventrale de la tête, en avant de la bouche et latéralement, deux palpes bien développés ; par leur insertion postérieure et ventrale, ces palpes se distinguent déjà nettement des antennes, toujours implantées sur les régions antérieure ou dorsale du lobe céphalique. Un autre caractère permet de distinguer ces deux sortes d'appendices : les antennes paraissent toujours composées de deux parties, que l'on a quelquefois appelées des articles : la portion basilaire, creuse, est une évagination de toute la paroi du lobe céphalique, contenant un diverticule de la cavité générale. PRUVOT et RACOVITZA [95] lui ont donné le nom de *cératophore* et désignent sous le nom de *cératostyle* la partie terminale, pleine, d'origine exclusivement épidermique ; les palpes, au contraire, sont, dans toute leur longueur, des évaginations de la paroi du lobe céphalique et, chez les Aphroditiens, ne paraissent jamais bi-articulés. C'est à tort qu'EHLERS [64] a dessiné, chez *Sthenelais limicola*, des palpes portés sur un article basilaire ; un exemplaire de cet animal que j'ai reçu de Naples présentait des palpes semblables à ceux de tous les Aphroditiens, sans trace d'articulation.

Antennes. — Le nombre des antennes est variable.

Les Hermioniens (exception faite pour le genre *Triceratium*), les Polylepidiens et, en outre, les genres *Pholoe*, *Eupholoe*, *Psammolyce*, *Sthenelais*, *Conconia*, *Leanira* et *Peisidice* ont été décrits comme pourvus d'une seule antenne.

En ce qui concerne les Hermioniens et les genres *Pholoe*, *Eupholoe* le fait est certainement exact.

Pour les Polylepidiens, nous ne pouvons que nous en rapporter aux descriptions de SCHMARDA [61] pour le genre *Pelogenia* et de CLAPARÈDE [68] pour le genre *Lepidopleurus*. Il y a lieu cependant de noter que ce dernier doit fort probablement disparaître et que l'espèce unique *L. inclusus* CLPD. est à placer dans le genre *Psammolyce* dont nous parlons plus loin.

Il est permis de regretter que JOHNSON [97] n'ait pas pu donner une figure plus claire de la forme intéressante qu'il a décrite sommairement sous le nom de *Peisidice aspera* ; il lui attribue une antenne et une paire de cirres tentaculaires ; mais, à l'examen de son dessin, je ne puis me défendre de l'idée que l'on a en réalité à faire à un animal pourvu de trois antennes, les cirres tentaculaires

ayant disparu ou ayant subi une réduction si considérable qu'ils auront échappé à l'observateur ; les antennes latérales se seraient d'ailleurs soudées aux parapodes du premier segment somatique.

Examinons maintenant les genres *Sthenelais*, *Leanira*, *Psammolyce*.

PRUVOT et RACOVITZA [95] ont montré que *Sthenelais Idunce* RATHKE est en réalité pourvue de trois antennes, les deux latérales étant soudées sur la plus grande partie de leur longueur aux parapodes du premier segment somatique. J'ai pu vérifier le fait et m'assurer en outre qu'il en est de même chez *Sthenelais limicola* EHL. (= *Sth. leiolepis* CLPD.), chez *Sthenelais fuliginosa* CLPD., chez *Sthenelais* sp. (fig. 4) et chez *Psammolyce arenosa* DELLE CHIAJE ; de nouvelles recherches permettront sans doute d'étendre ce résultat à toutes les *Sthenelais* et à toutes les *Psammolyce* : la plupart des *Sthenelais* et toutes les *Psammolyce* ont été, en effet,

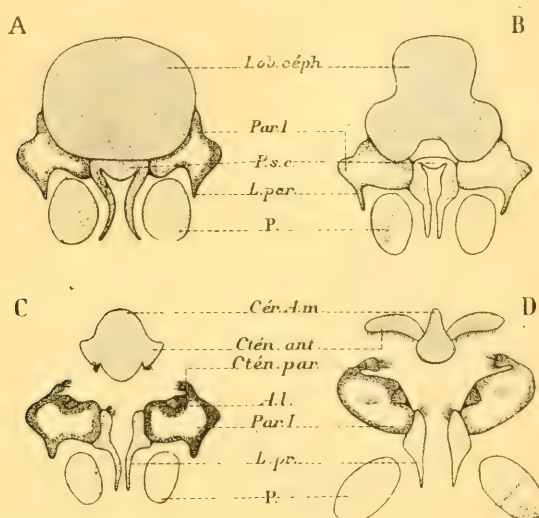


FIG. 4. — *Sthenelais* sp. Coupes transversales dans la région antérieure, montrant les antennes latérales A. l., soudées aux parapodes du premier segment.

décrites comme pourvues de trois paires de cirres tentaculaires ; dans le cirre interne supérieur de chaque côté il faut voir une antenne latérale soudée au parapode. Et pour les *Sthenelais* chez

* Pour l'explication des lettres, voir page 267

lesquelles deux cirres tentaculaires seulement ont été signalés il y aurait lieu de vérifier, sur des coupes, qu'une antenne latérale très courte est soudée sur toute sa longueur avec le parapode; il est certain qu'il se passe, chez ces formes, quelque chose d'analogue à ce que nous signalons plus loin chez *Leanira Giardi*.

D'autre part, EHLERS [75] a donné de *Leanira hystrix* une figure qui montre de la façon la plus nette que les antennes latérales existent encore ici mais sont, comme dans le cas précédent, soudées aux parapodes du premier segment somatique sur une certaine longueur, leur pointe seule étant libre. J'ai pu vérifier sur une *Leanira* provenant de Naples, *L. Giardi* n. sp. que l'extrémité antérieure est, dans ce genre, constituée sur le même plan que celle des *Sthenelais* et *Psammolyce* et doit être interprétée de la même façon. La fig. 24, page 125, laisse déjà apercevoir nettement l'origine et le parcours de l'antenne latérale, soudée au parapode; les coupes dessinées dans la figure 25, page 127, montrent bien l'indépendance des deux organes, juxtaposés, soudés l'un à l'autre, mais bien distincts néanmoins. Il en est probablement de même chez toutes les *Leanira*.

La description donnée par SCHMARDA [61] de son genre *Conconia* permet de dire qu'il a eu à faire à une *Leanira* ou à une *Sthenelais*.

Les genres *Iphione* et *Bylgia* parmi les Polynoiniens, le genre *Sigalion* AUD. et H. M. EDW. s. str. KBG et enfin, parmi les Acoëtiens, le genre *Polyodontes* ne présentent que deux antennes.

Tous les autres Aphroditiens connus sont pourvus de trois antennes.

Mais nous devons une mention spéciale au genre *Eulagisca* qui, pourvu de deux palpes et de trois antennes, possède en outre un appendice médian ventral que MAC-INTOSH [85] désigne sous le nom de *subtentacular cirrus* et décrit de la façon suivante: « Juste sur la ligne médiane, au-dessous de la base de l'antenne impaire et entre les bases des palpes, est une petite saillie conique qui marque le point milieu du bord supérieur de la bouche, bord qui présente en ce point une légère dépression. Cet appendice est remarquable ». Et plus loin, l'auteur fait remarquer que l'*Eulagisca corrientis* est le seul Polynoinien connu qui présente un semblable *subtentacular cirrus*. S'agit-il réellement là d'un appendice céphalique? Je ne le pense pas. MAC-INTOSH n'ayant pas donné de dessin d'*Eulagisca* où l'on puisse apercevoir le *subtentacular cirrus* ce n'est qu'avec

doute que j'émetts l'hypothèse suivante, très vraisemblable du reste ; l'appendice en question n'est qu'une forme particulière du tubercule facial.

Tous les appendices céphaliques sont d'ailleurs très variables de forme : les palpes peuvent être épais et courts ou filiformes, lisses ou hérissés de tubercules ; les antennes affectent les formes et les tailles les plus diverses et peuvent être, ou non, couvertes de papilles tactiles plus ou moins développées, distribuées irrégulièrement ou disposées en séries longitudinales. Ces caractères varient à l'infini, non seulement dans une tribu donnée, mais encore dans un même genre, d'une espèce à l'autre : une étude complète de ces variations ne saurait donc être entreprise ici ; elle est du domaine de la zoologie systématique pure.

Mais nous devons signaler la présence, sur les cératophores de *Lagisca rarispina* Sars et d'*Hermadion pellucidum* EHL. de cils vibratiles bien développés. Cette observation est à rapprocher d'une autre, déjà ancienne se rapportant aux Sigalioniens ; dans le genre *Sthenelais* Kbg, la base de l'antenne impaire porte deux appendices foliacés que KINBERG [55, 57] considérait à tort comme des antennes latérales. PRUVOT et RACOVITZA [95] ont montré que ce sont des organes vibratiles auxquels ils ont donné le nom de cténidies antennales ; le revêtement cilié des cératophores, chez les deux Polynoiniens cités plus haut, est une première ébauche de cténidie antennale ; il faut également, selon toute apparence, comparer aux lobules foliacés des Sigalioniens ceux que l'on trouve à la base de l'antenne médiane chez l'*Admetella longipedata* MC-INT.

Yeux. — Outre les appendices, antennes et palpes, dont nous venons de parler le lobe céphalique des Annélides peut encore porter deux séries d'appareils sensitifs, les yeux d'une part, les organes nucaux de l'autre.

Les yeux, chez les Aphroditiens, sont en général au nombre de quatre répartis en deux paires, l'une antérieure, l'autre postérieure ; nous ne pouvons ici que signaler l'existence de variations considérables dans la position relative de ces paires d'yeux et nous nous contenterons de noter deux cas extrêmes ; chez *Robertianella synophthalma*, MAC-INTOSH [85] a trouvé quatre yeux situés sur une même ligne transversale, parallèle au bord postérieur de la tête ; chez *Pholoe synophthalmica* CLPD, qui paraît au premier abord

n'avoir que deux yeux, un examen plus attentif montre que chacune des taches pigmentées est en réalité formée de deux yeux. *Psammolyce arenosa* DELLE CHIAJE présente un cas tout à fait analogue. D'autre part, chez certaines *Harmothoe* (*H. areolata* GR. par exemple) et chez *Polynoe scolopendrina* SAV. surtout, tandis que les yeux postérieurs sont situés à la partie la plus reculée de la tête, ceux de la paire antérieure se trouvent au contraire reportés tout à fait en avant, sur les protubérances latérales du bord frontal du lobe céphalique. Peut-être faut-il voir là une première ébauche de ce que l'on observe chez la plupart des Acoëtiens où deux coupoles hémisphériques portées sur de longs pédoncules (ommatophores) représentent les yeux antérieurs. Ces ommatophores ne sont absents parmi les Acoëtiens que chez *Eupanthalis Kinbergi* MAC-INTOSH, chez *Euarche tubifex* EHLERS et chez un spécimen de *Panthalis bicolor* GR. dont l'attribution au genre *Panthalis* me paraît, par suite, sujette à caution.

Les Hermioniens sont aussi pourvus d'yeux pédonculés. Mais la longueur des pédoncules varie, chez ces types, dans les limites très étendues à l'intérieur d'un même genre et il peut même arriver que les yeux paraissent appliqués sur le cerveau.

Certains Aphroditiens n'ont qu'une paire d'yeux : tels sont la plupart des Acoëtiens et Hermioniens et peut-être quelques Sigalioniens.

Enfin quelques formes, comme *Leanira hystericis* EHL., *Admetella longipedata* MAC-INTOSH, etc. sont complètement aveugles. Ces espèces sont d'ailleurs abyssales.

Je signalerai ici un cas tératologique observé chez une *Lagisca extenuata* GR. Normalement, ce Polynoinien est pourvu de 4 yeux. L'exemplaire auquel je fais allusion portait un œil supplémentaire situé entre les deux yeux normaux du côté droit. C'est là un exemple de persistance accidentelle d'un caractère larvaire. On sait en effet que les larves de Polynoiniens ont 4 yeux, puis 6 et que finalement, 2 de ces organes disparaissent ; dans le cas que je signale un des yeux larvaires avait subsisté.

Organe nucal. — Il nous reste enfin à parler de l'organe nucal.

RACOVITZA [96] le définit comme un organe sensitif situé dans la région dorsale et postérieure de la tête et, résumant les résultats acquis par les recherches de ses prédécesseurs et les siennes, les

considère comme un organe typique du lobe céphalique des Polychètes. Cette opinion est d'ailleurs aussi celle d'EISIG et d'HATSCHKE.

Le seul travail où il soit fait mention d'organes nucaux chez les Aphroditiens est celui de PRUVOT et RACOVITZA [95] ; ils ont signalé chez *Sthenelais Idunæ* RAHTKE une paire de ces appareils sous la forme de deux boutons arrondis, légèrement excavés au sommet, de couleur brun verdâtre sombre, en partie cachés par le rebord du deuxième segment somatique. J'ai parfaitement vu sur les *Sthenelais Idunæ* que j'ai pu examiner les deux organes signalés par PRUVOT et RACOVITZA, au point même où ils les indiquent ; mais ce ne sont

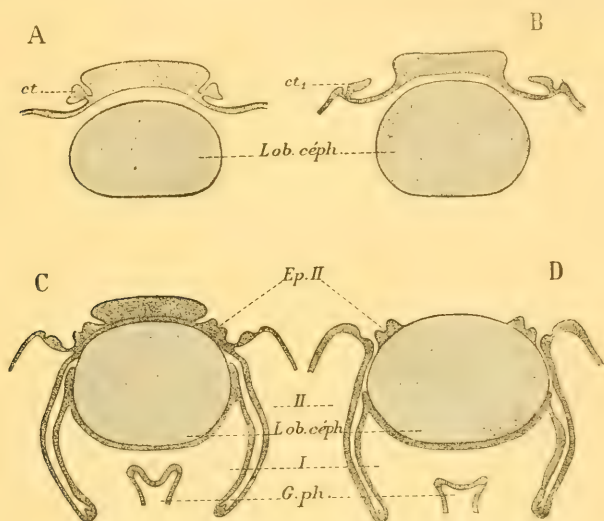


FIG. 5. — *Sthenelais fuliginosa*. Coupes transversales au niveau de la région postérieure du lobe céphalique, montrant les deux cténidies *ct* et *ct*₁ et le prétendu organe nucal *Ep. II*. Il n'a pas été tenu compte des tissus d'origine mésodermique.

pas des organes nucaux : ils n'ont aucune relation avec le lobe céphalique ; ce sont des dépendances du deuxième segment somatique. On retrouve d'ailleurs une disposition tout à fait analogue chez *Sthenelais fuliginosa* CLPD., à laquelle se rapportent les figures ci-contre. Chez la *Sthenelais limicola* EHL (= *S. leirolepis* CLPD), chez *Leanira Giardi*, chez *Sigalion squamatum* DELLE CHIAJE personne n'a rien signalé et je n'ai jamais rien vu qui pût être pris pour un organe nucal. Enfin je n'ai observé chez les Polynoiniens, comme chez les Hermioniens d'ailleurs, ni aire

ciliée, ni fossette ciliée, ni pli ou crête saillante couronnée de cils dans la région postérieure de la tête. En un mot je suis disposé à admettre, après les observations que j'ai faites, et en l'absence de tout fait tendant à les contredire, que les Hermioniens, Polynoiniens et Sigalioniens sont complètement dépourvus d'organes nucaux. Nous verrons plus loin quel retentissement la disparition de ces organes a eu sur la structure de l'encéphale et nous trouverons dans l'absence du cerveau postérieur une confirmation de l'exactitude de la conclusion précédente.

RACOVITZA [96] déclare d'ailleurs que l'organe nucal lui « paraît ne pas exister chez tous les types de cette famille » des Aphroditiens.

SOMA.

Nous avons déjà dit que le corps ou *soma* est composé d'un certain nombre d'anneaux ou segments disposés en série linéaire et nous avons indiqué plus haut les variations dont ce nombre est susceptible; nous avons vu aussi que, chez les Aphroditiens, les segments successifs ne sont pas semblables entre eux et qu'il y a alternance de formes dans les appendices, certains anneaux portant des élytres, dont les autres sont dépourvus.

Répartition des élytres. — Nous commencerons par étudier le mode de répartition des élytres; il est sujet à des variations très considérables, dont l'explication ne saurait être trouvée dans l'état actuel de nos connaissances.

Tout d'abord, le nombre des élytres varie beaucoup. Le minimum observé est de 16 (8 paires) chez *Polynoe pelagica* VIGUIER qui n'est d'ailleurs peut-être qu'une forme larvaire. Quelques espèces [*Polynoe* (*Herdmanella*) *ascidioides* MAC-INTOSH. *Macellicephalata mirabilis* MAC-INTOSH] n'ont que 18 élytres. Mais généralement il y en a 12 paires, ou davantage.

Le mode de répartition des 12 premières paires est très constant dans toute la famille: on les trouve toujours sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 23.

Cette règle ne souffre que trois exceptions: la première est fournie par les Polylepidiens, pourvus d'élytres sur tous les segments; les deux autres se rencontrent dans les genres *Hemilepidia* (élytres

sur les segments 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 24) et *Eulepis*; *Eulepis hamifera* GR. a la 12^e paire sur le segment 24 (au lieu de 23); et *Eulepis Wynnillei* MAC-INTOSH présente une répartition tout à fait aberrante sur les segments 2, 3, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 23; il paraît en être de même chez *Eulepis Challengeriae* MAC-INTOSH. Comme on le verra plus loin, j'ai cru devoir baser sur ce caractère une coupe générique nouvelle, *Parculepis*.

Je désignerai, avec SAVIGNY, sous le nom d'élytres supplémentaires ceux qui se trouvent en plus des 12 paires dont il vient d'être parlé.

Chez les Acoëtiens, des élytres supplémentaires sont insérés sur tous les segments de rang impair qui suivent le 24^e.

Il en est de même dans les genres *Peisidice* JOHNSON et *Haswellia* n. g., qui constituent la tribu nouvelle des Peisidicinae, définie plus loin.

Chez les Sigalioniens il peut exister des élytres sur tous les segments au delà du 23^e, ou bien, plus rarement, sur les segments 25, 27 et sur tous ceux qui suivent le 27^e.

Les Polyélépidiens ont, nous l'avons vu, des élytres sur tous les segments.

L'*Eulepis hamifera* GR. porte des élytres supplémentaires sur tous les anneaux qui suivent le 27^e.

L'*Eulepis (Parculepis) Wynnillei* a, d'après MAC-INTOSH, des élytres supplémentaires sur les segments 28, 29, 30 et suivants. Mais la figure que donne l'auteur semble indiquer qu'au delà du 23^e tous les segments sont pourvus d'élytres.

Chez les Hermioniens, les élytres supplémentaires, lorsqu'il en existe, sont insérés en général sur les segments 26, 29, 32, et ainsi de suite, de 3 en 3 anneaux. Mais il peut y avoir exception pour certaines espèces d'un genre qui par ailleurs se conforme à la règle; c'est ainsi que *Laelmatonice Kinbergi* porte la 13^e paire sur le segment 25 (au lieu de 26) et les suivantes sur les 28^e, 31^e, 34^e anneaux.

Chez les Polynoiniens, il y a lieu d'établir tout d'abord deux groupes: certaines formes ont à la partie postérieure du corps un grand nombre d'anneaux, tous semblables entre eux, tous pourvus de cirres dorsaux et non recouverts par les élytres; nous dirons que ces formes sont *incomplètement revêtues*; ailleurs, au contraire, l'alternance des cirres et des élytres se poursuit, suivant les règles

exposées plus loin, jusqu'à l'extrémité postérieure du soma et cela de façon telle que 3 ou 4 segments seulement existent entre le dernier anneau élytrigère et le pygidium, en sorte que l'on peut dire que ces formes sont *complètement vêtues*.

Cette distinction essentielle une fois établie l'on peut noter que le nombre total des élytres est souvent de 30, et alors les trois dernières paires se trouvent insérées sur les segments 26, 29, 32; c'est le cas, par exemple, pour la majorité des *Harmothoe*, pour les *Nychia*, formes complètement vêtues, et, parmi les formes incomplètement vêtues, pour les *Hermadion*, les *Lagisca*, les *Nemidia*, les *Polynoe*.

Il peut cependant n'exister que 12 paires d'élytres (*Lepidonotus* s. str. KBG) ou 13 (la plupart des *Iphione*) et, dans ce dernier cas, c'est encore le 26^e anneau qui porte les deux élytres supplémentaires.

Mais il y a aussi des formes qui ont plus de 30 élytres; c'est ce que l'on observe dans le genre *Halosydna* KBG; il y a ici de 18 à 21 paires d'élytres et leur mode variable de répartition permet de classer les espèces en groupes qui n'ont d'ailleurs qu'une valeur purement taxonomique; ainsi, chez *Halosydna gelatinosa* Sars, les élytres supplémentaires sont insérés sur les segments 26, 29, 32, 35, 38, 41; chez *H. brevisetosa* KBG on les trouve aux 25^e, 27^e, 28^e, 30^e, 31^e et 33^e anneaux; l'*H. elegans* a 19 paires d'élytres réparties sur les segments 2, 4, 5, 7, 9...., 23, 25, 27, 28, 30, 31, 34, 36.

Quelques *Harmothoe* aussi ont 32 ou 36 élytres.

Le genre *Polyeunoa* Mac-INTOSH a 19 paires d'élytres; les 16 premières sont groupées dans la région antérieure du corps sur les segments 2, 4, 5, 7...., 23, 26; la 17^e est séparée de la 16^e par 6 anneaux; 12 segments s'intercalent entre les 17^e et 18^e paires; cette dernière n'est séparée que par un segment de la 19^e, après laquelle on trouve une série de 22 segments dont la plupart sont naturellement découverts.

Certaines formes à corps très long, enfin, complètement vêtues, possèdent un nombre considérable d'élytres. Chez ces Polynoiniens (*Acholoe*, *Lepidasthenia*) les élytres supplémentaires se trouvent aux segments 26, 29, 32, et ainsi de suite, de 3 en 3.

La forme décrite par WEBSTER [79] sous le nom de *Lepidametria commensalis* possède également des élytres très nombreux répartis sur toute la longueur du corps; elle a de 76 à 100 élytres; sur les

32 premiers segments l'arrangement de ces appendices est toujours le même : ils sont distribués par paires suivant la loi des *Polynoe* et des *Hermadion*, par conséquent sur les segments 2, 4, 5, 7, 9..... 23, 26, 29, 32 ; mais, au delà, il n'y a pas deux spécimens connus chez lesquels la répartition soit identique et un seul et même segment peut porter d'un côté un élytre et de l'autre un cirre dorsal.

L'animal que JOHNSON [97] a décrit sous le nom de *Polynoe gigas* a de 81 à 86 segments et de 41 à 47 élytres de chaque côté du corps ; mais sur 9 exemplaires recueillis, 3 seulement ont le même nombre n d'élytres de part et d'autre du corps ; et encore ces $2n$ élytres ne sont-ils pas répartis en n paires puisque, comme chez *Lepidametria commensalis*, certains anneaux portent d'un côté un élytre et de l'autre un cirre dorsal.

Il faut enfin signaler une autre anomalie du même genre, tout à fait accidentelle celle-là, observée par ORLANDI [96] chez un *Lepidonotus clava* MONT. trouvé à Gênes. Tandis que d'un côté le corps était absolument normal, les 12 élytres présentant la distribution régulière sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, 11...., 23, de l'autre les segments à partir du 16^e portaient tous un cirre dorsal, et, par suite, les anneaux 17, 19, 21, 23 étaient pourvus du côté droit d'un élytre et du côté gauche d'un cirre dorsal.

J'ai insisté à dessein sur ces cas curieux fournis par *Lepidametria commensalis* et *Polynoe* (*Lepidametria*) *gigas* d'une part et par le *Lepidonotus clava* monstrueux décrit par ORLANDI d'autre part. Je devais, en effet, les signaler d'une façon toute spéciale, car l'on peut, au premier abord, penser qu'ils constituent un argument puissant en faveur d'une théorie généralement admise aujourd'hui et qui veut que l'élytre et le cirre dorsal soient des organes homologues ; or, je crois que cette théorie est inexacte, et, après avoir exposé les raisons qui ont entraîné ma conviction sur ce point, je devrait montrer que les anomalies signalées plus haut peuvent être facilement expliquées si l'on se range à l'opinion que je soutiens.

Homologie du cirre et de l'élytre. — Il est à peu près impossible, lorsqu'on ne considère que les quelques Aphroditien connus avant les recherches d'AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS aux îles Chausey de n'être pas frappé de la relation qui existe entre les élytres et les cirres dorsaux chez ces animaux. En constatant que,

chez tous les « Aphrodités » connus de son temps, les élytres alternent avec les cirres dorsaux, en rapprochant ce fait de celui que l'on observe chez les Phyllodociens, où ces derniers organes prennent une forme aplatie, foliacée, DE BLAINVILLE [28] devait tout naturellement être amené à cette idée que les élytres et les cirres dorsaux sont des organes homologues, l'élytre n'étant qu'un cirre aplati, et c'est ainsi qu'il formula le premier une théorie encore en honneur aujourd'hui.

Quelques années plus tard, AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32] se crurent autorisés, après la découverte du genre *Sigalion*, à repousser cette manière de voir. En décrivant ce genre, ils signalent en effet, sur tous les anneaux de la partie postérieure du corps, coexistant avec l'élytre, un appendice qu'ils considèrent comme un cirre dorsal et par suite, disent-ils, puisqu'on trouve à la fois, sur un même anneau, les deux appendices, élytre et cirre dorsal, il n'y a plus lieu de parler de leur homologie.

Certes, si l'argument d'AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS est exact, la théorie de l'homologie du cirre et de l'élytre doit être abandonnée pour toujours. Mais admettons que cet argument soit faux; en résultera-t-il *ipso facto* que DE BLAINVILLE ait raison? Pas le moins du monde! et l'on aura seulement à constater que ses deux contradicteurs ont donné une mauvaise raison à l'appui de leur opinion, qui peut néanmoins se trouver exacte. Il restera toujours à apporter une preuve positive de l'exactitude de la théorie de DE BLAINVILLE, théorie vraisemblable, séduisante par sa simplicité, mais en faveur de laquelle il faudrait pouvoir invoquer des faits décisifs.

Or, il est incontestable que l'organe décrit par AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS chez les *Sigalion* n'est pas un cirre dorsal; c'est en réalité une branchie, ainsi que le constatèrent d'abord DELLE CHIAJE [41] et WILLIAMS [51]. EHLERS [64] et CLAPARÈDE [68], remarquant à leur tour que beaucoup de Sigalioniens possèdent une branchie cirriforme et que c'est à tort que les premiers observateurs ont donné à cet organe la valeur d'un cirre dorsal, se hâtent de conclure de là à l'exactitude de la théorie sur l'homologie du cirre et de l'élytre. Nous avons déjà fait voir combien ce mode de raisonnement est defectueux.

Quoi qu'il en soit, l'opinion erronée d'EHLERS sur ce point a été d'autant plus généralement admise, malgré l'avis contraire d'A. DE QUATREFAGES [65], que CLAPARÈDE [68, 70] a cru devoir insister à

plusieurs reprises sur le bien fondé de cette opinion sans faire connaître d'ailleurs aucun fait qui fût de nature à appuyer la théorie qu'il soutenait avec tant d'ardeur (1).

Depuis, aucune preuve n'a été fournie par aucun des observateurs qui se sont occupés des Aphroditens. On ne saurait, en effet, considérer comme fondée la prétention de HAECKER [94] d'avoir démontré l'homologie des cirres et des élytres. Voici ce qu'il dit à ce sujet :

« Auch die Anlage der Cirren und Elytren hat Anfangs die Form von Knospen. In einem aelterem Stadium sehen wir dann die Rückencirren und Elytren als längliche, lappenförmige Gebilde, in einer der Segmentzahl entsprechende Anzahl vorhanden..... Noch vor Erreichung des Nectochælastadiums, erhalten die sämtliche Fussstummelanhänge eine mehr flachenförmige Gestalt. Die genetische Homologie der Elytren und Cirren ist noch deutlich zu erkennen, insofern an den vierten Elytrenpaar; die Endzapfen noch genau die Beschaffenheit der entsprechenden Gebilde der Cirrenanlagen besitzen ».

Comme l'on voit, cette démonstration est fondée sur la similitude de forme des deux organes au début de l'évolution. En admettant qu'un telle raison soit valable pour l'établissement d'une homologie, cette similitude de forme serait largement compensée par toutes les différences histologiques que l'auteur signale, quelques lignes plus loin, entre l'élytre et le cirre ; mais il n'est pas besoin d'avoir recours à ces arguments : deux organes homologues sont deux organes qui ont les mêmes connexions, quelles que soient d'ailleurs les différences de formes qu'ils peuvent présenter. HAECKER n'a pas démontré que l'élytre et le cirre aient les mêmes connexions ; il n'y a plus lieu, dès lors, de s'arrêter plus longtemps à cette prétendue démonstration de l'homologie du cirre dorsal et de l'élytre.

J'ai cherché à me faire sur cette question une opinion personnelle basée sur l'étude des faits et je suis arrivé à la conviction que la

(1) On pourrait au contraire, tirer argument de la description que CLAPARÈDE donne de *Lepidopleurus inclusus* contre la théorie de l'homologie du cirre et de l'élytre. Il dit que cet animal possède des élytres sur tous les segments et décrit néanmoins deux cirres tentaculaires sur chacun des parapodes du 1^{er} anneau somatique. Mais cet argument demeure sans grande valeur, car il est fort probable que le *Lepidopleurus* n'est qu'une *Psammolyce* et n'a par conséquent pas d'élytres sur le 1^{er} segment du soma.

théorie formulée par DE BLAINVILLE doit être complètement abandonnée. En d'autres termes, il n'y a entre l'élytre et le cirre dorsal aucune relation d'homologie.

Je vais exposer les faits qui me paraissent justifier cette manière de voir.

Mon attention a été tout d'abord attirée par ce fait que l'insertion des deux organes n'est pas du tout la même : tandis, en effet que l'élytre s'insère d'une façon plus ou moins médiate, mais toujours nette sur la face dorsale du *corps*, le cirre est ici, comme toujours, un appendice du *parapode*, implanté sur la rame dorsale.

En étudiant ensuite des coupes, je me suis convaincu facilement que les connexions des parties basilaires des deux organes ne sont pas du tout les mêmes. L'on a fait remarquer, depuis longtemps, que chez l'*Aphrodite aculeata* L. les ramifications de la partie dorsale du cœcum sont logées dans la cavité de l'élytrophore. Or, chez cette même *Aphrodite* on ne voit jamais les diverticules du cœcum passer dans le cirrophore. Le fait n'est d'ailleurs pas particulier à l'animal cité. Chez tous les Aphroditiens que j'ai étudiés une partie plus ou moins considérable du cœcum passe toujours dans l'élytrophore ; on ne trouve jamais de diverticules intestinaux dans le cirrophore. Un Polynoinien, sur lequel nous aurons à revenir, *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE, est particulièrement instructif à ce point de vue ; par une exception assez rare dans la tribu à laquelle il appartient, il possède des cœcums qui, après un trajet assez court, se divisent très

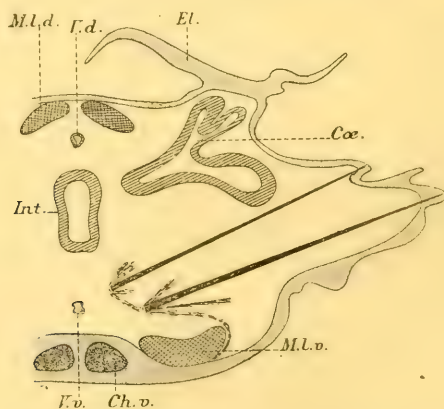


Fig. 6. — *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE. Coupe transversale dans un anneau à élytres.

nettement en deux branches, dont l'une se dirige vers le dos de l'animal ; celle-ci seule est bifurquée à nouveau et l'on voit toujours, dans les anneaux pourvus d'élytres, la branche bifurquée du cœcum passer dans l'élytrophore (fig. 6) tandis que, dans les segments pourvus de cirres dorsaux, le cirrophore est toujours vide de tout diverticule du tube digestif.

Ceci me conduit naturellement à parler d'une autre série de faits, des plus intéressants à constater au point de vue qui nous occupe.

Sur les segments pourvus de cirres dorsaux on trouve, à la place qu'occupe ailleurs l'élytrophore, une saillie dorsale signalée depuis longtemps par les auteurs. SAVIGNY [20] qui avait remarqué son existence la considérait comme une branchie. DE QUATREFAGES [65] et GRUBE [76] la désignent sous le nom de tubercule branchial, et ce dernier auteur fait remarquer que cette petite saillie dorsale se trouve à la place même où les autres segments, ceux qui sont dépourvus de cirres dorsaux, portent leur élytrophore ; c'est, dit-il, ce qui m'avait conduit, vers 1850, à considérer ces organes comme des élytrophores sans élytres — opinion que GRUBE a abandonnée plus tard.

J'ai constaté l'existence de ces tubercules dorsaux chez tous les Aphroditiens que j'ai étudiés ; parfois très réduits, comme chez certains exemplaires de *Lepidonotus clava* MONT., ils peuvent prendre chez d'autres types un développement considérable. En examinant, par exemple, *Lagisca extenuata* GR. ou encore *Harmothoe impar* JOHNST., on les aperçoit de la façon la plus nette. Je n'ai pu, à mon grand regret, examiner qu'un nombre de types assez restreint ; mais une étude attentive des ouvrages relatifs aux Aphroditiens me permet d'affirmer que l'existence des tubercules

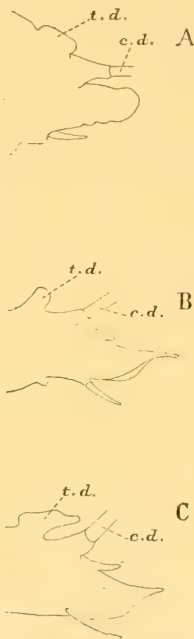


FIG. 7. — Tubercule dorsal chez les Polynoiens.

A. *Lepidonotus striatus* (d'après KINBERG).

B. *Enipo Kinbergi* (d'après MALMGREN).

C. *Harmothoe borealis* (d'après THÉEL).

dorsaux est un fait général (1). Pour moi, les types les plus favorables que j'aie rencontrés à ce point de vue sont d'une part l'*Acholoe astericola* DELLE CHIAJE et de l'autre l'*Aphrodite aculeata* L. ; j'ai à peine besoin de rappeler, en outre, que chez les Sigalioniens la seule différence appréciable entre les 21^e et 22^e anneaux par exemple c'est que le 21^e porte une paire d'élytres, tandis que le 22^e en est dépourvu. J'examinerai plus particulièrement le cas d'*Acholoe astericola*. Les tubercules dorsaux prennent un développement considérable et deviennent aussi gros que l'élytrophore ; ils constituent les organes désignés par CLAPARÈDE [70] sous le nom de branchies.

Nous nous trouvons donc là en présence d'un organe dont la position est la même que celle de l'élytrophore et dont l'existence est générale.

Il devient intéressant, dans ces conditions, de constater, ainsi que

(1) Je citerai seulement quelques-unes des nombreuses formes chez lesquelles ces organes ont été signalés ou dessinés : *Lepidonotus striatus* (in KINBERG [57]) *Polynoe scolopendrina* et *Enipo Kinbergi* (in MALMGREN [67])

Bylgia elegans, *Harmothoe borealis* et *Harmothoe badia* (in THEEL [79]) ; les espèces suivantes décrites par MACINTOSH [85] possèdent aussi des tubercules dorsaux : *Eulagisca corrientis*, *Lagisca crosetensis*, *L. magellanica*, *Polynoe magnipalpa*, *Polyeunoa levis*, *Eunoa mindanavensis*, *E. opalina*, *Ezarne Kerguelensis*, *Polynoella levisetosa*, *Macellicephala mirabilis*, *Eulepis Wyvillei*. Ce dernier type est tout à fait remarquable, le dessin de MACINTOSH, dont la figure 7bis reproduit une partie, montre de la façon la plus nette que c'est bien sur la face dorsale



FIG. 7bis. — *Eulepis Wyvillei* MAC-INT. Fragment vu par la face dorsale (d'après MAC-INTOSH).

et non sur les parapodes que s'insèrent les élytrophores et les tubercules branchiaux. A la liste précédente on peut encore joindre l'*Eulepis hamifera* GR. et la *Polynoe bohollensis* (in GRUBE [78]), la *Lenilla* (*Harmothoe*) *lamellifera* V. MARENZ. et l'*Harmothoe imbricata* (in VON MARENZELLER [79]), la *Nychia cirrosa* PALLAS (in DE ST-JOSEPH [88]) etc. etc. La figure 7 donnera une idée des diverses formes que peut prendre ce tubercule dorsal.

je l'ai fait, que les relations de cet organe avec le cœcum sont exactement les mêmes que celles qui existent, dans les autres anneaux, entre le cœcum et l'élytrophore; sans m'arrêter aux autres formes que j'ai étudiées, je décrirai ici ce que l'on observe chez *Acholoe astericola*; j'ai dit plus haut que, dans cette espèce, le cœcum le bifurque et que sa branche supérieure présente à l'extrémité deux lobes qui, dans les segments élytrigères, passent dans l'élytrophore.

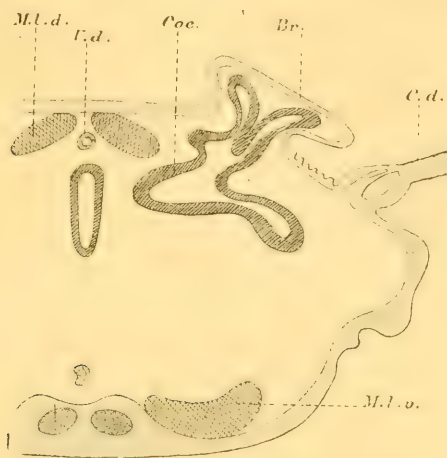


FIG. 8. — *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE. Coupe transversale dans un anneau dépourvu d'élytres.

Or, dans les anneaux dépourvus d'élytres, ces deux lobes passent non pas dans le cirrophore mais bien dans le tubercule dorsal, dans ce que CLAPARÈDE appelait la branchie (fig. 8).

Par son insertion, dorsale comme celle de l'élytrophore, par ses relations avec les organes sous-jacents, le tubercule dorsal nous apparaît donc comme l'homologue de cet élytrophore; ainsi que l'avait pensé GRUBE c'est un élytrophore sans élytre; et, si l'on admet cette manière de voir, il n'y a plus lieu, naturellement, de parler de l'homologie du cirre et de l'élytre.

Les faits précédents me semblent suffisants, à eux seuls, pour établir l'exactitude de la théorie que je soutiens. Mais j'arrive maintenant à une observation qui, dans le cas où il subsisterait quelque doute, me paraît absolument décisive.

Les tubercules dorsaux sont, ai-je dit, des élytrophores sans élytres. Or, ceci n'est pas toujours vrai: ces élytrophores peuvent

porter un rudiment d'élytres ; c'est ce qui se produit chez l'*Aphrodite aculeata*. L.

Lorsque l'on a fendu dans toute sa longueur et rabattu de part et d'autre la voûte feutrée qui protège le dos de cet animal, l'on peut, en quelques coups de ciseaux, enlever tous les élytres qui recouvrent encore la face dorsale : cette opération achevée, l'on constate tout d'abord qu'il est impossible de distinguer à première vue les anneaux pourvus de cirres de ceux qui portaient des élytres, tant les tubercules dorsaux sont ici bien développés ; un examen plus attentif révèle, sur les anneaux encore intacts, sur ceux par conséquent qui sont pourvus de cirres et portent des tubercules dorsaux la présence à la partie postérieure de chacun de ces tubercules et tout à fait latéralement d'un petit appendice, qui, vu son insertion, doit être considéré comme un élytre ayant subi un arrêt de développement (fig. 9) ; son existence apporte une confirmation absolue à la théorie que je soutiens ici ; il est inutile de dire que j'ai vérifié la nature exclusivement épidermique de cet appendice qui reconnaît, par suite, la même

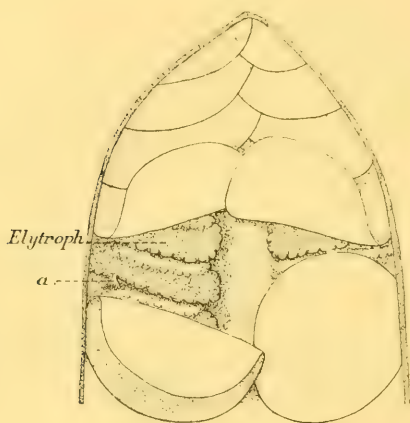


FIG. 9. — *Aphrodite aculeata* L. — Face dorsale, le feutrage a été enlevé et les élytres relevés laissent apercevoir le tubercule branchial, portant à sa partie postérieure l'élytre rudimentaire *a*.

origine que les élytres ordinaires. J'ignorais, au moment où j'en ai aperçu pour la première fois, que l'existence de cet élytre rudimentaire avait déjà été signalée. J'ai été très heureux de trouver dans les travaux de KINBERG [57] la confirmation de mon observation sur l'*Aphrodite aculeata*. KINBERG signale aussi des appendices analogues chez l'*A. alta* et l'*A. longicornis* ; il considère ces produc-

tions comme des branchies rudimentaires. Ce que j'ai dit plus haut de la structure massive de ces appendices ne permet pas de se ranger à l'avis du savant suédois. L'on peut dire que, chez l'*A. aculeata* L.

et chez les deux autres espèces citées plus haut, tous les anneaux portent des élytres mais que certains de ces appendices, ceux qui sont insérés sur les segments 1, 3, 6, 8, 10. . se sont arrêtés à un stade précoce de leur évolution. Dès lors, l'élytre et le cirre coexistant ici sur certains anneaux, nous pouvons, à bon droit cette fois, reprendre le raisonnement fait jadis par AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS et conclure, comme eux, à la non homologie de ces deux appendices.

Je dois rappeler aussi que SCHMARDa a décrit des cirres dorsaux sur tous les segments des *Hemilepidia* ; chez ces formes les anneaux 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 24, 26, 29 porterait donc à la fois un élytre et un cirre dorsal de chaque côté du corps.

Un dernier argument peut être tiré de l'examen du genre *Gastrolepidia*. Comme l'indique suffisamment leur nom générique, les *Gastrolepidia* ont des élytres aussi bien à la face ventrale qu'à la face dorsale ; c'est à SCHMARDa [61] que l'on doit la description de *G. clavigera* espèce typique de genre, et il faut bien reconnaître qu'il n'est pas très affirmatif et que c'est avec doute seulement qu'il désigne sous le nom d'élytres les appendices lamelleux qu'il décrit à la face ventrale. GRUBE [78] se montre beaucoup plus net : les appendices foliacés ventraux, dit-il, rappellent absolument des élytres ; une seule circonstance empêche absolument qu'on puisse les homologuer aux appendices squammiformes de la face dorsale : on sait — c'est toujours GRUBE qui parle — que les élytres sont des sacs communiquant avec la cavité générale ; or, les appendices ventraux, des *Gastrolepidia* sont pleins et comprennent, entre deux lames épithéliales un tissu fibrillaire.

Depuis 1878 la structure des élytres a été étudiée par HASWELL [83] par BOURNE [83], par JOURDAN [85], par SOULIER [91]. Nous n'avons à nous occuper ici que des résultats généraux de cette étude et à constater que ces divers auteurs sont unanimes à reconnaître qu'entre deux lames épithéliales l'élytre contient un tissu fibrillaire. La seule raison donnée par GRUBE pour refuser aux appendices foliacés ventraux des *Gastrolepidia* la valeur d'élytres est donc mauvaise et le peu qu'il nous dit sur la structure de ces appendices tendrait au contraire à les faire considérer comme de tous points comparables aux élytres. Or, si nous nous reportons soit aux figures de SCHMARDa [61] soit à celles de GRUBE [78], nous verrons que tous deux dessinent un cirre ventral. Ainsi, il y a ici un cirre ventral et

un élytre ventral. Dans certains cas, donc, des appendices absolument comparables aux élytres dorsaux peuvent coexister à la face ventrale avec des cirres auxquels ils ne sont par suite pas homologues. Par analogie, l'on peut admettre que l'élytre dorsal n'a avec le cirre dorsal aucune relation d'homologie (1).

Nous sommes amenés, par ce qui précède, à émettre l'opinion que typiquement, chez tous les Aphroditiens, tous les segments du corps présentent de chaque côté un cirre et un élytre, mais que seul l'un de ces appendices peut se développer. Dans l'immense majorité des cas, un anneau déterminé porte deux cirres ou deux élytres; mais rien n'empêche, *a priori*, d'admettre qu'un seul et même segment puisse porter d'un côté un élytre et de l'autre un cirre dorsal. Et si un animal présente une pareille monstruosité, nous remarquerons que son existence ne prouve ni pour ni contre l'homologie de l'élytre et du cirre; le cas tératologique dont nous parlons et dont nous avons donné plus haut des exemples s'explique aussi bien dans l'une que dans l'autre des hypothèses. Par contre, il est d'autres anomalies qui sont plus difficiles à comprendre lorsqu'on admet l'opinion de DE BLAINVILLE et de la plupart des zoologistes; je veux parler de celles qui consistent dans la présence simultanée des deux organes sur un même anneau, du même côté; il faudrait alors, dans l'hypothèse de l'homologie, admettre un dédoublement; si l'on se range, au contraire, à notre avis, ces cas n'ont même pas besoin d'être expliqués; bien mieux, ils constituent une justification nouvelle de notre manière de voir.

J'ai observé une fois ce second cas anormal, sur un exemplaire d'*Acholoe astericola* DELLE CHIAJE; le cirre supplémentaire inséré sur le cinquième anneau élytrigère était beaucoup plus petit que les cirres normaux (fig. 10); j'ai malheureusement perdu, au milieu des autres détachés du même animal, l'élytre qui se trouvait sur cet anneau du même côté que le cirre; il eût été intéressant de comparer sa taille à celle de l'élytre symétrique.

Je pense être autorisé par les faits que je viens d'exposer à conclure que l'homologue de l'élytrophore, dans les anneaux dépourvus d'élytres, est ce que GRUBE appelait le tubercule

(1) Il resterait à voir si les appendices foliacés ventraux des *Gastrolepidia* ne résulteraient pas d'une transformation de la papille néphridienne, dont ils semblent occuper exactement la place.

branchial. Par suite le cirre appartient à une autre série que l'élytre et ne lui est pas homologue ; et, pour l'alternance des cirres et des élytres, on peut se l'expliquer en admettant que l'on a à faire à deux organes en quelque sorte antagonistes, le développement de l'un d'entre eux empêchant que l'autre puisse poursuivre le cours de son évolution.

Branchies. — J'ai été amené, dans les lignes qui précèdent, à parler des tubercules branchiaux, et j'ai dit que leur existence était générale, leur degré de développement variant d'ailleurs dans des limites assez étendues. L'on peut maintenant se demander

quel est le rôle de ces organes ; ont-ils réellement une fonction respiratoire ? Peut-on avec SAVIGNY [20] les considérer comme des branchies ?

Il est nécessaire de noter, avant de chercher une réponse à cette question que, chez les Aphroditiens, l'appareil circulatoire est fort peu développé. L'une des conséquences de cette réduction extrême du système vasculaire est que, au point de vue de la respiration, les Aphroditiens se comportent comme des formes anangiées. Il est inutile de chercher chez eux des branchies analogues à celles des Eunicien ou même des mamelons richement vascularisés, comme ceux que l'on rencontre, par exemple, chez certains Lycoridiens. Le liquide actif dans la respiration sera ici non le sang, mais la lymphe liquide de la cavité générale. La respiration cutanée joue évidemment un rôle considérable ; mais il peut se faire qu'en certains points cette respiration soit plus active qu'ailleurs, les échanges respiratoires étant favorisés par les circonstances suivantes : épaisseur moins considérable de la paroi du corps, renouvellement

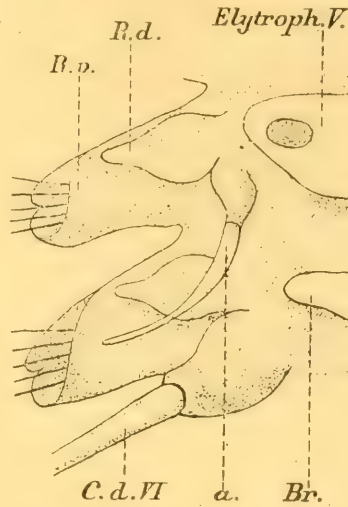


FIG. 10. — *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE. Cinquième et sixième parapodes gauches d'un échantillon anormal portant un cirre dorsal supplémentaire (a) sur le cinquième anneau.

plus actif de l'eau ambiante autour des points considérés; si en outre, dans les points où ces conditions se trouvent réalisées, l'on note la présence de saillies plus ou moins caractérisées, l'on pourra considérer ces saillies comme des points d'élection pour la fonction respiratoire, comme de véritables branchies lymphatiques, de même que l'on considère comme des branchies les mamelons des Lycori-diens dont nous avons plus haut rappelé l'existence.

Or, il est certain que, dans beaucoup de cas du moins, les tubercules dorsaux homologues des élytrophores et ces élytrophores eux-mêmes présentent sur une partie de leur surface une paroi dont l'épaisseur est beaucoup moins considérable que partout ailleurs dans le corps. Le liquide de la cavité générale qui y pénètre est mis en mouvement par les cils péritonéaux et constamment brassé aussi par les contractions des cœcums; le renouvellement du milieu interne est donc bien assuré dans les tubercules dorsaux; la minceur des parois facilite les échanges avec le milieu externe, l'eau ambiante, et celle-ci est sans cesse renouvelée, elle aussi par divers procédés. Tout d'abord, les élytres, s'élevant et s'abaissant alternativement et successivement d'avant en arrière, entretiennent un courant d'eau continu sur la face dorsale de l'animal; en outre, chez la plupart des formes, des cils placés à la base des pieds provoquent un tourbillonnement assez vif des particules liquides; puis, dans quelques cas du moins, il existe sur la face dorsale, à raison de une par segment, des bandes de cils vibratiles dont l'action s'ajoute encore aux deux précédentes; enfin, il arrive parfois, chez *Acholoe astericola* par exemple, qu'une partie du tubercule dorsal lui-même porte des cils dont les vibrations énergiques activent encore le mouvement de l'eau autour de l'organe.

Faut-il citer des exemples de ces divers faits? Il suffit de regarder la face dorsale d'une *Aphrodite aculeata* dépouillée de sa voûte feutrée et de ses élytres pour constater que seule la peau qui recouvre les tubercules dorsaux (ou les élytrophores) est transparente, à raison de sa moindre épaisseur. Chez *Acholoe astericola* le tubercule branchial est transparent, et l'on peut voir vibrer dans son intérieur les cils péritonéaux. Le mouvement des élytres a été décrit depuis longtemps chez *Hermione hystrix* SAV., chez les *Aphrodite*, chez *Halosydna gelatinosa* SARS; on le retrouve d'ailleurs partout. Quant aux bandes ciliées transversales, signalées ici pour la première fois, je les ai vues de la façon la plus

nette chez *Lagisca rarispina* Sars à Wimereux et sur l'*Hermation pellucidum* EHL. que j'ai trouvé à Cette.

L'on voit donc que les tubercules dorsaux, homologues de l'élytrophore, réalisent les conditions qui ont caractérisé pour nous les branchies lymphatiques, et nous devons les considérer comme des organes respiratoires.

Chez les *Sthenelais*, *Sigalion*, *Psammolyce* et *Leanira*, les segments à élytres alternent, dans la région antérieure du corps avec ceux qui, dépourvus d'élytres, portent à la place de l'élytrophore un tubercule dorsal, homologue de cet élytrophore; dans la région postérieure tous les segments portent des élytres. Quel que soit le segment considéré, on trouve, sur le tubercule ou sur l'élytrophore, un appendice cirriforme qui est une branchie; il s'est constitué ici, sur cette saillie qui porte l'élytre (présent ou absent), une évagination cylindrique, adaptée plus spécialement à la fonction respiratoire; légèrement concave à sa face inférieure, cette branchie présente à sa face supérieure une paroi très mince, tandis que les cellules épidermiques plus hautes de la partie ventrale portent de longs cils vibratiles, sans cesse en mouvement chez l'animal vivant (1); le liquide de la cavité générale circule dans cet organe et l'on voit parfaitement, les amibocytes filer le long de l'une des faces jusqu'à l'extrémité de l'organe pour revenir ensuite en suivant l'autre bord. Il s'agit donc bien encore d'un appareil respiratoire lymphatique; mais il n'est pas homologue à l'élytrophore ni, par suite, au tubercule branchial des Hermioniens et Polynoiens, puisqu'il est également surajouté à l'un ou à l'autre de ces organes; c'est une acquisition nouvelle; chez les Sigalioniens, la fonction respiratoire est dévolue à un appareil spécial plus perfectionné, et plus étroitement localisé aussi.



FIG. 11.—*Leanira* Gardi
n. sp. Coupe transver-
sale de la branchie.

(1) C'est là du moins le cas général; mais chez un certain nombre de formes et chez *Sigalion squamatum* DELLE CHIAJE en particulier les cils se trouvent à la face supérieure.

Je rappelle ici que FAUVEL [97 b] a étudié la structure des tubercules des Acoëtiens et qu'il incline à les considérer comme ayant un rôle respiratoire.

Il nous reste peu de choses à ajouter sur la morphologie du segment pris en lui-même ; nous devons pourtant noter qu'il est en général court et très large, aplati dorso-ventralement, et qu'il présente à la face ventrale, sur la ligne médiane, un sillon plus ou moins marqué, au fond duquel on aperçoit, par transparence, la chaîne nerveuse ventrale, sous la forme d'une bandelette rouge.

Latéralement et dans sa région postérieure, chaque segment porte,

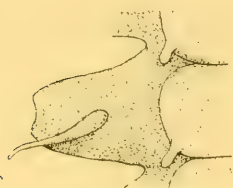


FIG. 12. — *Lagisca extenuata* Gr.
Papille néphridienne, à la face
ventrale.

sur la face ventrale, deux orifices, un de chaque côté, qui sont les pores externes des organes segmentaires. L'emplacement de ces pores est marqué, chez les Sigalioniens et les Polynoiniens par une petite papille que nous désignerons sous le nom de papille ventrale ou de papille néphridienne (fig. 12).

Parapodes. — Le segment, dont nous venons d'étudier la morphologie externe dans ses traits essentiels, porte de chaque côté une évagination contenant un diverticule de la cavité générale ; cette évagination est le parapode.

Chez les Aphroditiens, les parapodes sont plus ou moins profondément divisés en deux lobes constituant la rame dorsale ou hœmale et la rame ventrale ou neurale. Comme chez la plupart des Annélides errants les deux rames sont donc ici insérées sur une base commune, ce que l'on peut exprimer, en adoptant la terminologie établie par PRUYOT et RACOVITZA [95], en disant que le parapode est *monostique* ; il est, en général *birème*, c'est-à-dire que toutes les parties essentielles, mamelons sétigères, soies et cirres sont aussi bien développées à la rame dorsale qu'à la rame neurale, exception faite, bien entendu, pour les segments pourvus d'élytres, lesquels sont dépourvus de cirres dorsaux. Dans certains genres cependant il y a tendance à l'atrophie de la rame hœmale et, la

réduction portant d'abord sur les soies, le parapode devient *subbibrème* (*Lepidasthenia*, *Lepidametria*) ; ailleurs enfin (*Drieschia*, *Polynoella*) la rame dorsale a complètement disparu et le parapode devient ainsi *unibrème*.

Nous ne pouvons signaler ici que les principales modifications qui peuvent se produire dans la constitution du parapode. La plus remarquable est celle que l'on observe chez beaucoup de Sigalioniens où l'extrémité distale des deux rames se complique par la formation de ce que PRUVOT et RACOVITZA ont appelé un *lobe aciculaire*, des *stylodes* et des *bractées parapodiales* ; le lobe aciculaire est une saillie des téguments contenant l'extrémité de l'acicule ; les stylodes sont des productions épidermiques dont la forme cylindrique rappelle celle d'un cirre, enfin les bractées parapodiales sont des expansions lamelleuses de l'épiderme qui recouvrent la base des soies.

Chaque rame est, dans la règle, soutenue par un acicule, dirigé suivant son axe et qui a pour rôle de la guider dans ses mouvements ; les soies, plus ou moins nombreuses, plus ou moins fines, peuvent être simples ou composées ; il importe, à ce point de vue, de distinguer les deux rames ; la rame dorsale, en effet, ne porte jamais que des soies simples, sauf pourtant dans le genre *Pelogenia*, où toutes les soies sont composées ; au contraire, suivant les types que l'on considère, la rame ventrale peut être pourvue de soies simples exclusivement, ou bien de soies simples et de soies composées, ou de ces dernières seulement. Les soies sont toutes simples dans les tribus des Hermioniens, des Polynoiiniens et des Acoëtiens, et dans les genres *Eulepis* et *Pareulepis*. Par contre, les genres *Peisidice* et *Husicellia*, les Sigalioniens (*sensu* GRUBE) exception faite pour le genre *Eulepis*, et les Polylepidiens ont des soies composées à la rame ventrale. Le genre *Sthenelais* Sigalionien est jusqu'ici le seul où l'on ait observé le mélange des deux sortes de soies dans la rame neurale.

Les soies simples affectent les formes les plus diverses et l'on peut trouver dans la famille des Aphroditiens, de nombreux intermédiaires entre les soies absolument lisses de *Polynoella* d'une part et les soies plumeuses de la rame ventrale de certains Acoëtiens d'autre part, ou encore entre les soies lisses de la rame dorsale de *Gastroceratella* et les soies hérissées d'épines formidables, de l'*Eulepis hamifera* GR. Un des types les plus fréquents est celui

que l'on rencontre chez les *Harmothoe*, les *Lagisca*, les *Lepidonotus*, les *Nychia*, etc., etc., où toutes les soies sont ornées, au-dessous de la pointe simple ou bidentée, d'épines disposées en séries transversales.

Quant aux soies composées, elles sont du type hétérogomphe, terminées par une serpe plus ou moins longue, à pointe entière ou bidentée, qui peut être pseudoarticulée, ou par un fouet orné des fines épines.

Il faut remarquer d'ailleurs que, le plus souvent, il existe, chez un animal donné, dans une seule et même rame neurale, différentes sortes de soies ; sans parler ici des *Sthenelais* chez lesquelles on peut trouver à la fois dans le faisceau ventral des soies simples et différentes formes de soies composées, je noterai seulement que, chez beaucoup de Polynoiens, il peut exister dans une seule rame neurale quatre à cinq formes de soies. A la rame dorsale, par contre, il n'y a en général des soies que d'un seul type et les quelques exceptions connues à cette règle sont fournies par le genre *Gastroceratella* d'une part et par les Hermioniens d'autre part. Ces derniers (exception faite pour le genre *Pontogenia* présentent en outre cette particularité d'avoir des parapodes de deux sortes, les rames homales des segments élytrigères n'étant pas construites sur le même plan que celles des segments dépourvus d'élytres. En ce qui concerne enfin les « soies en flèche » des Hermioniens, je me contente de signaler ici leur existence et de renvoyer le lecteur aux descriptions de KINBERG [57] et de CLAPARÈDE [68].

On constatera facilement, à la lecture des diagnoses données plus loin, que les Hermioniens ont tous à la rame dorsale des soies très fines, dont la répartition varie avec les genres que l'on examine. Et, tandis que dans certains cas (*Hermione*), ces soies demeurent courtes et indépendantes les unes des autres, il arrive, dans d'autres genres (*Aphrodite*, certaines *Laetmatonice*) qu'elles s'allongent beaucoup et s'enchevêtrent. Les soies d'un faisceau donné s'intriquant avec celles des faisceaux voisins du même côté du corps et avec celles aussi des faisceaux analogues situés du côté opposé finissent par former un feutrage qui peut, dans certains cas, acquérir une épaisseur et une résistance considérables.

N'ayant pas eu l'occasion d'étudier aucun représentant de la tribu des Acoëtiens, je ne puis que signaler ici, d'après CLAPARÈDE [68] et H. EISE [87] la singulière modification que subit chez certains

de ces types, la rame dorsale du parapode; on ne trouve plus aucune trace de soies dorsales; mais, à la dissection, on aperçoit dans l'intérieur du corps de longs boyaux contournés qui ne sont que les glandes sétigères de la rame homale. Le contenu de ces *glandes fileuses* est formé de filaments excessivement fins, ayant la constitution des fibrilles élémentaires dont la réunion constitue les soies et EISEN [87] a montré que ces filaments étaient employés dans la fabrication du tube dont s'enveloppe l'animal.

Nous avons eu occasion déjà de dire que, chez les Aphroditiens, le cirre dorsal est porté sur une évagination des téguments que l'on appelle quelquefois article basilaire du cirre, mais à laquelle il vaut mieux réserver le nom de *cirrophore*, en désignant par le terme de *cirrostyle* la partie terminale pleine, d'origine exclusivement épidermique que l'on désignait autrefois sous le nom d'article terminal.

L'on admettait jusqu'ici qu'il n'y a jamais, au niveau de l'insertion du cirre ventral, d'évagination contenant un diverticule de la cavité générale, c'est-à-dire que ce cirre n'a pas de cirrophore; et cependant, il peut, dans certains cas, paraître lui aussi, composé de deux articles (*Acholoe*, Sigalioniens); mais, disait-on, il n'y a là qu'une simple apparence. Nous verrons plus loin qu'il peut exister un véritable cirrophore.

Les cirres ventraux existent toujours, sur tous les anneaux du soma. Les cirres dorsaux font au contraire complètement défaut dans certains cas, même sur les anneaux dépourvus d'élytres (Sigalioniens).

Enfin, les parapodes peuvent encore être compliqués par la présence d'organes vibratiles auxquels PREVOT et RACOVITZA [95] ont donné le nom de *cténidies parapodiales*. Ces organes vibratiles se retrouvent avec des degrés de développement divers chez tous les Aphroditiens dont j'ai pu étudier la morphologie externe sous le microscope. Chez les Polynoiens on voit distinctement battre à la base des pieds des cils très forts, dont les mouvements énergiques renouvellent l'eau sur la face dorsale; en outre des mouchets de cils vibratiles se trouvent répartis sur les parapodes. Chez les Sigalioniens il y a localisation et perfectionnement de l'organe et l'on trouve ici de véritables cténidies; le nombre et la répartition de ces appareils sont variables suivant l'espèce considérée; mais leur forme et leur structure restent toujours les mêmes; ce sont de

petits boutons arrondis, constitués exclusivement aux dépens de l'épiderme ; à la face supérieure, de longs flagella provoquent un tourbillonnement continu de l'eau dans leur voisinage (fig. 13).

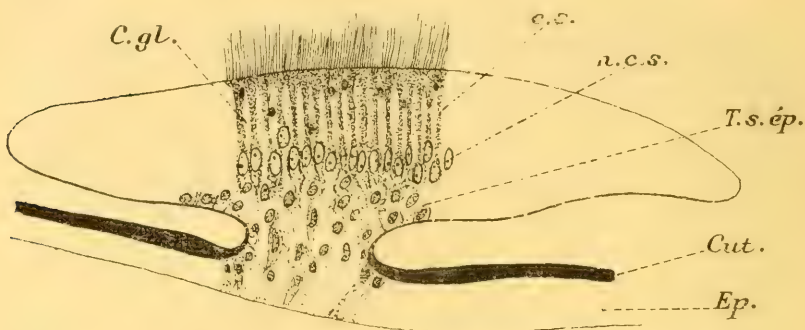


Fig. 13. — Coupe axiale d'une cténidie parapodiale de *Sigalionien*.

Je dois d'ailleurs faire remarquer que ces organes ciliés ne sont pas localisés sur les parapodes ; j'ai déjà signalé plus haut la présence sur le corps de bandes ciliées (*Hermadion pellucidum*, *Lagisca varispina*) et je note ici que, chez *Sigalion squamatum* DELLE CHIAJE, il existe un cténidie, comparable à celles du

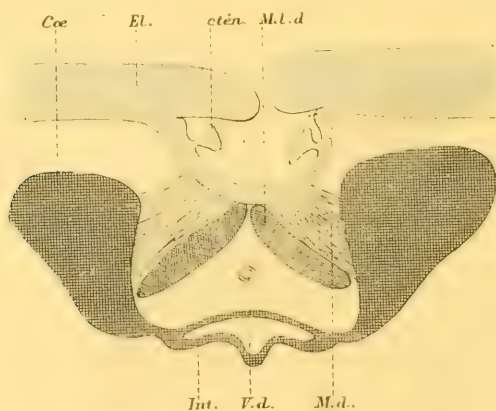


Fig. 14. — *Sigalion squamatum* DELLE CHIAJE. Partie dorsale d'une coupe transversale, montrant les cténidies à la face interne de l'élytrophore.

parapode, à la face interne de l'élytrophore (fig. 14) ; au lieu d'être arrondie elle est piriforme, la partie élargie portant les flagella :

enfin nous verrons plus loin que chez les Sigalioniens appartenant aux genres *Sthenelais*, *Leanira* et *Psammolyce* des cténidies se développent sur les lamelles prébuccales qui sont des dépendances de la partie somatique du 1^{er} segment et non de ses parapodes.

RÉGION ANTÉRIEURE DU SOMA.

Tout ce qui précède s'applique aux segments somatiques typiques. Mais, chez tous les Aphroditiens, il y a lieu de faire une étude spéciale des segments antérieurs, qui sont assez profondément modifiés à cause de leur position au voisinage de la tête.

L'on attribue souvent au premier segment somatique une dénomination spéciale, en le désignant sous le nom de *segment buccal*. Comme VIGUIER et MALAQUIN, mais non pour les mêmes raisons, je n'emploierai pas cette dénomination. Les auteurs précités admettent, on le sait, que la bouche est portée par le lobe céphalique et l'on s'explique dès lors qu'ils ne parlent pas d'un segment buccal appartenant au soma. Pour moi je considère comme démontré par les études embryologiques, ou anatomiques et morphologiques que la bouche marque la limite entre la tête et le soma qui forment respectivement ses bords antérieur et postérieur. Néanmoins il n'y a pas lieu, à mon avis, de distinguer par un nom particulier le premier segment somatique. Tout d'abord, le nom qu'on lui a donné semblerait indiquer qu'il porte la bouche, ce qui n'est pas exact. En second lieu, l'emploi d'un terme spécial pourrait encore se justifier si le premier segment présentait toujours et était toujours seul à présenter des modifications plus ou moins considérables. Mais il n'en est pas ainsi. Chez certains Hésioniens les deux ou trois premiers anneaux du corps sont profondément modifiés. Chez quelques Phyllodociens (*Phyllodoce teres* MALMGREN) ce n'est qu'à partir du quatrième segment que le parapode acquiert sa forme normale et nous allons voir maintenant que chez les Aphroditiens, les deux premiers anneaux, au moins, méritent une description spéciale.

Premier segment. — Examinons d'abord le premier segment somatique.

Sur la face dorsale, la partie centrale, non parapodiale de ce segment, refoulée en quelque sorte par le développement de la

tête qui s'enfoncé comme un coin à la partie antérieure du soma; cesse souvent d'être visible, en sorte que le lobe céphalique paraît venir au contact du bord antérieur du deuxième segment et que l'existence du premier anneau n'est alors révélée, quand on examine l'animal dans la pronation, que par la présence de ses parapodes (voir par exemple la figure 24).

A la face ventrale, le segment étudié forme, comme toujours, le bord postérieur de la bouche; les parties latérales de ce bord inférieur s'épaississent pour former deux grosses masses charnues, que nous désignerons sous le nom de lèvres latérales.

Mais il se produit en outre ici une seconde modification.

Reportons-nous à la figure 15 qui représente l'extrémité antérieure d'une *Lagisca extenuata* GR. vue dans la supination; nous retrouvons là une apparence déjà signalée par tous les auteurs qui disent, en général, qu'une petite languette triangulaire brune (*P. s. c.*) descend du bord frontal de la tête vers l'orifice buccal. C'est admettre implicitement que cette languette triangulaire appartient au lobe céphalique et n'est qu'une crête marquant le milieu de la face ventrale de la tête, face dont on apercevrait encore une partie

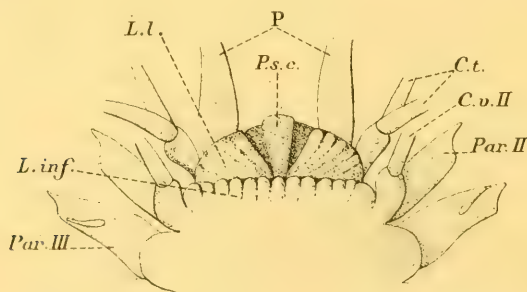


FIG. 15. — *Lagisca extenuata* GR. Région antérieure. Supination.

assez importante, sous la forme d'un triangle curviligne limité par les lèvres latérales (*L.l.*) et le contour apparent de l'animal. Cette interprétation est inexacte. La languette triangulaire brune et les parties adjacentes sont, en réalité, des dépendances du premier segment somatique.

Représentons schématiquement un Annélide typique avec sa tête T et ses segments successifs I, II, III (fig. 16 A). Chaque anneau somatique entoure une portion du tube digestif et peut être

divisé en deux demi-anneaux, l'un supérieur, l'autre inférieur; chez les Aphroditien, la partie inférieure du premier segment n'a subi aucune modification importante; sa partie supérieure a été, au contraire, modifiée comme l'indique la figure 16 B; le développement de la tête vers l'arrière ne lui laissant plus sur la face dorsale une place suffisante, le premier segment a formé, immédiatement au-dessous de la tête un processus linguiforme qui, lorsqu'on regarde l'animal dans la supination, masque complètement le lobe céphalique. C'est la face ventrale de ce processus que l'on considère en général comme appartenant au lobe céphalique.

Il suffit, pour montrer l'exactitude de cette interprétation, de la remarque suivante. Sur un Annélide normal (figure 16 A) examiné dans la supination, l'observateur doit aperce-

voir l'origine des différents appendices insérés à la face ventrale du lobe céphalique. Au contraire, sur un Annélide modifié comme nous avons admis que l'étaient les Aphroditien (figure 16 B) la portion basilaire de ces appendices sera cachée, dans les mêmes conditions, par le processus du premier segment, qui s'étale sur toute la face ventrale de la tête. La fig. 15 montre que c'est là précisément ce qui arrive chez le Polynoinien que nous avons pris pour exemple.

Secondairement, il se produit une nouvelle modification des plus importantes: le processus linguiforme, que nous désignerons désormais sous le nom de *plaque sous-céphalique*, se soude à la face ventrale du lobe céphalique. Mais la soudure ne peut se faire que sur la ligne médiane, dans la région qui correspond à la languette triangulaire brune signalée plus haut et aussi tout à fait latéralement; ailleurs, le palpe, s'interposant entre les deux organes, empêche leur accollement; il résulte d'ailleurs de ceci que la base de cet organe se trouve emprisonnée dans une cavité dont les parois dorsales sont formées par le lobe céphalique et les

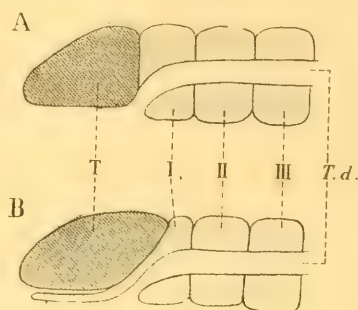


FIG. 16. — Coupes longitudinales schématiques par le plan de symétrie.

A. Chez un Annélide typique.

B. Chez un Aphroditien.

parois ventrales et latérales par le premier anneau somatique.

Une autre conséquence des faits précédents c'est que la bouche, chez les Aphroditiens, *paraît* limitée antérieurement et postérieurement par le premier segment. En réalité, morphologiquement parlant, son bord antérieur est formé par le lobe céphalique, son bord postérieur par le premier segment.

Les coupes permettent de se rendre compte de la disposition que je viens de décrire : elles laissent reconnaître (fig. 17) la languette triangulaire brune soudée au lobe céphalique, sans fusion de

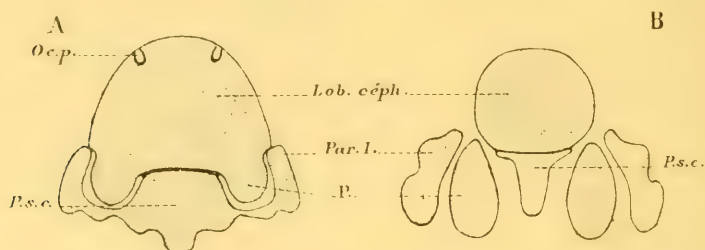


FIG. 17. — *Harmothoe areolata* Gr. Coupes transversales dans la région antérieure.

substance, avec interposition des cuticules confondues et montrent l'existence de la cavité dans laquelle passe le palpe, cavité que j'appellerai le fourreau basilaire du palpe.

Les faits signalés dans les lignes qui précèdent ne sont pas particuliers à l'animal étudié, ni même aux Polynoiniens : les Hermioniens et les Sigalioniens nous montreront, avec quelques modifications d'importance secondaire, la même structure de la partie non parapodiale du premier anneau somatique et les mêmes rapports de cet anneau avec le lobe céphalique (1).

Mais, avant d'étudier ce qui se passe dans ces tribus, nous allons, pour en finir avec les Polynoiniens, signaler les modifications que subissent les parapodes du premier segment somatique.

La première remarque à faire, en ce qui les concerne, c'est qu'ils ont subi une déviation qui a eu pour effet de ramener vers l'avant

(1) FRUVOT et RACOVITZA [95] (fig. 105, pl. XIX) ont donné de la face ventrale de *Panthalis Marenzelleri* (= *P. CErstedti* KBG?) un dessin qui permet d'affirmer que chez cet Acétien la plaque sous-céphalique existe avec les mêmes caractères que dans les trois tribus citées.

leurs parties distales. Dans ce mouvement, les parties basilaires des parapodes rencontrent les parois latérales du lobe céphalique auxquelles elles se soudent (fig. 17).

Les parapodes du premier segment portent, comme d'ordinaire deux cirres ; mais ces organes, contrairement à ce qui passe sur le soma, où le cirre ventral est dépourvu de cirrophore, sont tous deux munis ici d'un cirrophore, et leurs cirrostyles s'allongent beaucoup, souvent au point de dépasser les antennes, car ils sont, eux aussi, ramenés vers l'avant.

Enfin, chez la plupart des formes, il n'y a qu'un acicule et une ou deux soies dans chacun des parapodes du premier segment somatique. La position de ces soies et de l'acicule suffirait à montrer qu'ils appartiennent à la rame dorsale : on trouve une confirmation de cette manière de voir dans ce fait que les soies sont toujours de la forme des soies dorsales des parapodes normaux. On est donc absolument fondé à dire que la rame ventrale n'est plus représentée, dans le premier segment somatique, que par son cirre. Et il arrive quelquefois que, même dans la rame dorsale, les soies font complètement défaut et que l'acicule lui-même a disparu. C'est le cas par exemple pour *Polynoe* (*Herdmanella*) *ascidioides* MAC-INTOSH, pour *Polynoella levisetosa* MAC-INTOSH, pour *Admetella longipedata* MAC-INTOSH, formes dont le premier segment somatique est, par suite, complètement achète.

Les Sigalioniens sont peut-être, parmi les Annélides, ceux dont la région antérieure présente la complexité la plus grande et ce en raison d'abord du nombre des appendices qui s'y trouvent rassemblés, et aussi à cause des rapports qui se sont secondairement établis entre la tête d'une part et les différentes parties du premier segment somatique de l'autre.

J'ai étudié à ce point de vue les genres *Sigalion*, *Leanira*, *Psammolyce*, *Sthenelais*. C'est de ce dernier que je m'occuperai d'abord en prenant pour type *Sthenelais Idunae* RATHKE. Ainsi que le disent PRUVOT et RACOVITZA [95] « les auteurs anciens attribuaient aux *Sthenelais* trois antennes portées sur un même article basilaire et confondaient sous le nom de cirres tentaculaires tous les appendices plus ou moins cirriformes qui sont groupés en faisceau au-dessous du lobe céphalique, entre lui et l'orifice buccal. EHLERS [61] ajouta aux trois paires de ces appendices connues avant

lui une paire d'organes en forme de pince se regardant pas leur concavité de part et d'autre de la ligne médiane et CLAPARÈDE [68] reconnut qu'il s'agit là, en réalité, de deux lamelles verticales que l'on voit seulement par la tranche lorsqu'on regarde l'animal soit par la face dorsale, soit par la face ventrale. Il leur donne le nom de *cuillerons céphaliques*, mais il considère que cette membrane est attachée au lobe céphalique suivant une ligne arquée, qui commence sur le dos, près de la base de l'antenne impaire et que la partie supérieure de chacun des cuillerons est ce que les auteurs ont appelé les antennes externes; la partie inférieure correspond aux organes en pince d'EHLERS ».

Tel était l'état de la question lorsqu'elle fut reprise par PRUVOT et RACOVITZA, qui ont interprété de la façon suivante l'extrémité antérieure des *Sthenelais*.

« Le lobe céphalique présente deux palpes et trois antennes, l'impaire naissant sur la face dorsale, en arrière des deux latérales qui sont implantées tout à fait sur le bord frontal. Les parapodes de la première paire, dans leur mouvement pour converger en avant, se glissent entre le palpe en dessous et la partie antérieure du lobe céphalique en dessus, rencontrent chacun l'antenne correspondante et s'y soudent, de sorte qu'ils semblent soudés à leur base entre eux et naître de la face ventrale du lobe céphalique, en avant de l'orifice buccal. L'antenne latérale étant plus longue que le parapode, sa pointe dépasse encore en avant le sommet de ce dernier et simule un troisième cirre tentaculaire ajouté aux deux cirres tentaculaires normaux, dorsal et ventral. De plus, la paroi ventrale de la base du parapode se soulève en une lamelle qui épouse en dedans le contour du palpe et du pied. Enfin, des cténidies se développent comme sur les parapodes normaux; la cténidie ventrale du premier parapode est entraînée au bord supérieur de la lamelle en question; les cténidies dorsales sont représentées par une seule, allongée sur le bord supérieur du parapode; une dernière a pris naissance de chaque côté sur le cératophore de l'antenne impaire ».

Cette interprétation me paraît sujette à quelques critiques.

Ce que disent les auteurs sur le mouvement des parapodes qui, pour converger vers l'avant, ont dû se glisser entre le palpe et le lobe céphalique est parfaitement exact. Je suis aussi, comme on l'a vu déjà, en accord complet avec eux lorsqu'ils constatent qu'il existe trois antennes et que les deux latérales sont soudées aux

parapodes, simulant un troisième cirre tentaculaire. Les coupes dont je donne ci-contre le dessin (fig. 18) justifient pleinement cette manière de voir. En aucun point il n'y a communication de substance entre le prétendu cirre tentaculaire et le parapode et c'est à tort, je crois, que PRUVOT et RACOVITZA figurent une communication au niveau de l'émergence de l'antenne : les deux cuticules s'accolent, mais les épidermes restent complètement indépendants ; les rapports des deux organes sont donc de pur contact, avec soudure. L'interprétation des appendices latéraux de l'antenne médiane comme des cténidies est aussi parfaitement fondée.

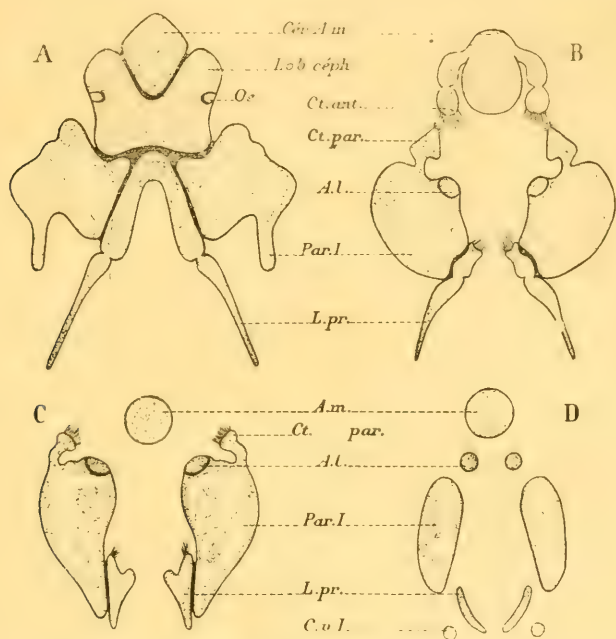


FIG. 18. — *Stenelais Idunae* RATHKE. Coupes transversales dans la région antérieure.

A. Au niveau de l'œil antérieur.

B. Au niveau de la base du cératophore médian.

C. A la base de l'antenne impaire.

D. En avant du point où les antennes latérales se détachent du premier parapode.

Mais les auteurs n'ont pas étudié la face ventrale du premier segment et c'est ce qui les a conduits, je pense, à une fausse interprétation, en ce qui concerne les cuillerons céphaliques.

Il y a, chez les Sigalioniens, comme chez tous les Aphroditiens probablement, une plaque sous-céphalique formée aux dépens du premier anneau et soudée secondairement au lobe céphalique dans sa région médiane et aussi sur ses bords. C'est de cette plaque sous-céphalique et non pas des parapodes que dépendent les cuillerons *dits* céphaliques [organes en pince (EHLERS)] ; ils naissent à la partie antérieure du raphé médian de la plaque et se prolongent à partir de là vers l'avant. Voici maintenant comment s'explique la légère erreur commise par PRUVOT et RACOVITZA ; comme ils le disent fort bien, les bases des parapodes du premier segment viennent s'accoler, sur la ligne médiane, au-dessous de la région antérieure de la tête ; et ils s'établissent là des soudures entre différents organes, étroitement rapprochés par suite de cette disposition : chacun des deux parapodes se soude au cuilleron céphalique correspondant et, en outre, à la face ventrale du lobe céphalique ; toutes ces soudures se font cuticule à cuticule sans communication de substance. Cette manière de comprendre la morphologie de la région antérieure de *Sthenelais Idunæ* résulte de l'étude de coupes transversales dont les plus intéressantes sont schématiquement reproduites dans la figure 18. Elle n'est en rien gênée par les figures qu'ont données PRUVOT et RACOVITZA ([95] fig. 10 texte), car on remarquera que, sur leurs trois dessins, il n'y a nulle part trace d'union intime des parapodes et des cuillerons et qu'il existe toujours, au contraire, une cuticule (laissée en blanc sur leurs dessins) interposée entre leurs deux épidermes. Les figures que l'on trouvera ici montrent aussi qu'il se constitue aux dépens du parapode une lame absolument analogue à celle qui forme les cuillerons céphaliques : mais c'est en dehors du palpe qu'elle passe, et non à sa face interne : elle forme la paroi externe d'une sorte de gouttière renversée dans laquelle se loge le palpe, au sortir du fourreau basilaire qui l'enveloppe à son origine. Le fond de cette gouttière est formé par le parapode, sa paroi interne par le cuilleron céphalique, sa paroi externe par la lamelle parapodiale ; ces deux parois ont d'ailleurs la même structure : elles contiennent toutes deux, entre deux lames épidermiques, quelques fibres musculaires et un peu de tissu conjonctif ; quant au bord supérieur, épaissi, du cuilleron céphalique, il est exclusivement formé par deux lames épidermiques accolées l'une à l'autre dont l'une, celle qui forme la face interne du cuilleron, est pourvue de nombreux flagella. Ce bourrelet dorsal du

cuilleron est une véritable cténidie ; c'est la conclusion à laquelle arrivent aussi PRUVOT et RACOVITZA ; mais, comme ils assignent au cuilleron une origine parapodiale, ils admettent que son bourrelet dorsal cilié n'est que la cténidie parapodiale ventrale, entraînée au bord supérieur de la lamelle prébuccale. En réalité, cette cténidie a disparu, ou du moins je n'ai pu en retrouver aucune trace.

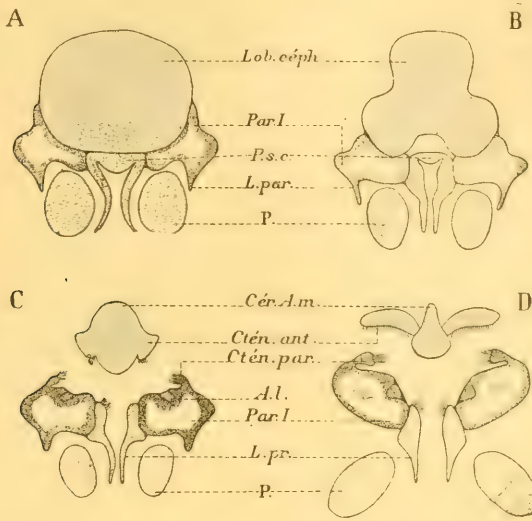


FIG. 19.— *Sthenelais* sp. Coupes transversales dans la région antérieure (schémas).

La description qui précède s'appliquerait également à n'importe lequel des Sigalioniens de l'un des trois genres *Sthenelais* (voir les dessins de la fig. 19), *Leanira*, *Psammolyce*, que j'ai pu examiner. La différence la plus importante en ce qui concerne ces deux derniers, c'est qu'ils sont dépourvus de cténidies antennales. Il se produit, en outre, d'une espèce à l'autre, des modifications de détail, sur lesquelles je crois inutile d'insister. Au cours de la description de *Leanira Giardi* n. sp. que je donne plus loin, j'indique la structure de la région antérieure, que l'on pourra comparer avec ce qui vient d'être dit.

Les *Sigalion* présentent des caractères absolument analogues à ceux des *Sthenelais* ; il existe chez eux une plaque sous-céphalique bien développée, soudée aux parapodes du premier

segment et à la face ventrale de la tête ; les parapodes du premier anneau sont, eux aussi, soudés à la face ventrale du lobe céphalique, au-dessous duquel ils passent, en laissant au-dessous d'eux les palpes. Il n'y a ici, on le sait, que deux antennes, qui ne sont pas soudées aux parapodes.

Il nous reste enfin à dire deux mots de la structure des parapodes, chez les différents Sigalioniens. Chez les *Pholoe*, le premier segment somatique, intimement fusionné avec la tête, ne porte aucune soie ; dans les genres *Sthenelais*, *Leanira*, *Psammolyce*, *Sigalion*, les parapodes, manifestement birèmes, portent deux cirres tentaculaires et deux faisceaux de soies, toutes simples ; mais il arrive assez souvent qu'il n'y a qu'un seul acicule et, dans ce cas, c'est toujours le dorsal qui persiste ; je signale ici l'exception que fait à la règle précédente la *Leanira Giardi* n. sp. où il n'existe qu'un seul faisceau de soies, d'ailleurs très réduit ; c'est le faisceau dorsal.

CLAPARÈDE [68] a fort bien expliqué le rôle des cuillerons céphaliques ; le jeu des cils vibratiles qu'ils portent a évidemment pour effet de produire un tourbillonnement de l'eau dans la *cage céphalique*, limitée par la tête, par ces cuillerons et par les parapodes du premier segment.

Hermioniens. — Ainsi que l'on peut s'en convaincre facilement à l'examen des dessins de la fig. 20, qui représentent schématiquement des coupes transversales dans la région antérieure de l'*Hermione hystrix* SAV., il se produit chez cette forme des phénomènes absolument comparables à ceux que nous avons eu occasion de constater jusqu'ici ; le premier segment forme encore au-dessous du lobe céphalique une saillie (plaque sous-céphalique) qui se soude à la face ventrale de la tête (fig. 20 A) ; vers l'avant (fig. 20 B et 20 C) cette saillie a une tendance de plus en plus marquée à devenir indépendante du lobe céphalique, mais deux expansions latérales qu'elle présente, et que l'on peut considérer comme des rudiments de lamelles prébucales, la rattachent encore non pas à la tête directement, mais à la base des palpes ; dans la région tout à fait antérieure, enfin, nous trouvons sur les coupes la section du *tubercule facial* qui n'est autre chose que la partie distale de la plaque sous-céphalique, prolongée ici très loin vers l'avant.

Quant aux parapodes, ils présentent ici une disposition que nous avons déjà constatée chez les Polynoiniens ; leur partie basilaire

est plus ou moins soudée aux parois latérales de la tête (fig. 20 A.B.C.); ils sont libres dans leur région tout à fait antérieure (fig. 20 D.). Chacun d'eux présente d'ailleurs deux cirres tentaculaires et un seul faisceau de soies, le dorsal, avec un acicule.

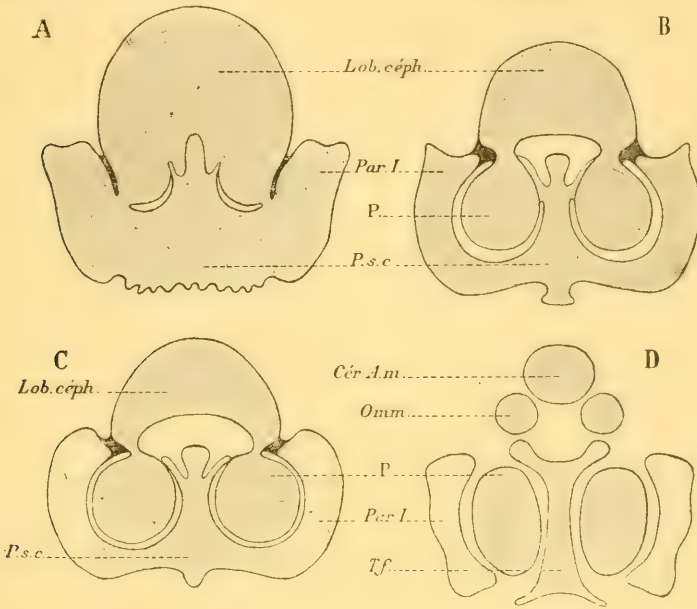


FIG. 20. — *Hermione hystrix* SAV. Coupes transversales dans la région antérieure (schémas).

La région tout à fait antérieure du tubercule facial présente une structure histologique qu'il convient de noter; sur les coupes, l'on voit, au-dessous de la cuticule, un épiderme assez épais, contenant de très nombreux ramuscules nerveux; tout le centre de l'organe, qui est plein, est occupé par un cartilage hyalin dans lequel l'on peut apercevoir, à côté de quelques rares familles de cellules cartilagineuses normales plus ou moins arrondies, des familles, en nombre plus considérable, de cellules rappelant d'assez près celles du cartilage céphalique des Céphalopodes, c'est-à-dire émettant à la périphérie de l'amas que forme la famille des prolongements très tenus, ramifiés.

Avant de passer à l'étude du second segment somatique, je résumerai en quelques lignes les faits exposés dans les pages qui précèdent.

La partie ventrale (située au-dessous du tube digestif) du premier segment somatique ne subit que des modifications peu importantes.

Sa partie dorsale se prolonge au-dessous de la tête en une *plaque sous-céphalique* qui se soude, sur une partie au moins de son étendue, à la face ventrale du lobe céphalique ; la région antérieure, libre, de cette plaque a plus spécialement reçu le nom de tubercule facial (*Hermioniens*, *Lagisca extenuata*, *Leanira Giardi*) ; la plaque sous-céphalique peut porter latéralement deux *lamelles prébuccales* qui se soudent aux palpes (*Hermione*), ou aux parapodes du premier segment, lorsque ceux-ci sont assez fortement ramenés vers l'avant pour passer entre le lobe céphalique et la tête (Sigalioniens).

Les parapodes du premier anneau du soma sont toujours ramenés vers l'avant ; leurs deux cirres (dorsal et ventral) s'allongent en deux *cirres tentaculaires* ; les soies diffèrent de celles des segments normaux ; leur nombre est en général beaucoup moindre ; il n'existe souvent qu'un seul acicule et qu'un seul bulbe sétigère (dorsal).

Second segment somatique. — Si nous passons maintenant au second anneau somatique nous verrons que les modifications qu'il subit sont, comme l'on peut s'y attendre, beaucoup moins considérables que celles que nous avons eu à constater sur le premier segment.

Le corps même de l'anneau n'est guère modifié ; à la face dorsale il forme souvent une saillie en surplomb au-dessus de la région postérieure du lobe céphalique et, chez certaines formes (*Acholoe*, Sigalioniens) il s'établit une soudure entre le soma et la tête sur une certaine étendue ; j'ai déjà eu l'occasion de signaler cette disposition, à propos du prétendu organe nuchal de *Sthenelais Idunæ*, organe qui n'est qu'une sorte d'épaulette formée par le deuxième segment. A la face inférieure, il se forme de même au bord antérieur de l'anneau une sorte de bourrelet, sillonné de nombreux plis parallèles à l'axe du corps, bourrelet qui masque plus ou moins l'orifice buccal au-dessous duquel il s'étale ; nous le désignerons sous le nom de lèvre inférieure, bien qu'il ne prenne part, en aucune façon, à la délimitation de l'orifice buccal ; cette lèvre inférieure est constituée par un gros muscle (muscle labial inférieur), allongé transversalement dans le corps de l'animal et qui

semble avoir pour effet d'assurer l'occlusion de la bouche. Le développement de la lèvre inférieure est très variable suivant les genres ; elle est en général à peine indiquée chez les Polynoiniens et Sigalioniens ; mais chez les Hermioniens elle peut se développer beaucoup et masquer complètement l'ouverture de la bouche et la plaque sous-céphalique elle-même jusqu'à la naissance du tubercule facial.

Dans les parapodes du second segment somatique, la principale modification porte sur le cirre ventral (1) ; il est toujours allongé et dirigé vers l'avant et s'implante sur un cirrophore, alors même que dans les segments normaux le cirrophore fait complètement défaut. Les faisceaux de soies peuvent aussi être un peu modifiés : il arrive très souvent que les soies sont moins nombreuses ici que dans les anneaux suivants et c'est notamment le cas chez les Sigalioniens en ce qui concerne surtout la rame dorsale et chez l'*Admetella longipedata* Mc.-Int., dont le deuxième segment ne porte aucune soie. Parfois aussi, chez beaucoup de Polynoiniens par exemple, les soies sont plus fines que dans les segments normaux.

Autres segments. — L'on peut, comme l'on voit, dire que les deux premiers anneaux du soma sont toujours modifiés ; la modification très apparente que porte sur les appendices parapodiaux attire immédiatement l'attention sur ces segments et fait découvrir les autres altérations morphologiques qu'ils ont subies.

Mais il arrive souvent aussi que dans les anneaux suivants il y a encore des modifications peu apparentes ; elles peuvent porter sur le nombre et la forme des soies ; c'est ce que l'on observe par exemple chez certains Sigalioniens et je renvoie, sur ce point, à la description de *Leanira Giardi*, page 123 ; dans la même tribu, la branchie, lorsqu'elle existe, n'apparaît avec sa forme définitive qu'au quatrième segment au plus tôt ; le troisième anneau ne présente jamais tout au plus qu'un rudiment de branchies.

(1) Il n'y a pas de cirre dorsal, le second segment portant toujours des élytres.

PYGIDIUM.

Le corps se termine en arrière par le pygidium, encore appelé telson ou périprocte.

Comme nous l'avons dit, le pygidium dérive directement de la région périproctale de la larve, en sorte qu'il est contemporain du lobe céphalique, tandis que tous les anneaux du soma, intercalés entre la tête et le telson, ont apparû à des époques successives, mais sont tous d'origine plus récente que les deux extrémités du corps.

Le telson peut porter deux appendices, généralement désignés sous le nom de cirres anaux, mais qu'il vaut mieux appeler des *urites*; lorsqu'ils existent (et c'est l'immense majorité des cas) ces appendices ont un aspect et une structure rappelant absolument l'aspect et la structure des cirres dorsaux; comme ceux-ci ils sont composés de deux parties: une évagination des téguments, contenant un diverticule de la cavité générale, l'*urophore* et une masse pleine, d'origine purement épidermique, l'*urostyle*.

BOURNE [83], prétend avoir vu un acicule dans un urophore: je ne puis admettre cette observation que comme le résultat d'une erreur; jamais, en effet, le pygidium ne porte la moindre trace de soies, chez les Aphroditiens pas plus que chez aucun autre Annélide: le « cirre anal » figuré par BOURNE doit être le cirre dorsal d'un segment en voie de développement.

C'est à la face dorsal du telson que s'ouvre l'anüs; le plus souvent, il est reporté à la partie tout à fait postérieure du pygidium; mais il arrive dans certains cas, au contraire, qu'il est nettement dorsal, en particulier chez *Lepidonotus clava* MONT.; de nombreux plis épidermiques, irradiés autour de l'orifice postérieur du tube digestif forment, chez cette espèce, une papille anale en rosette. Cette particularité du *L. clava* lui a valu d'être classé par VALENCIENNES dans les collections du Museum sous le nom de *Polynoe dorsalis*.



Chapitre III.

CLASSIFICATION.

Nous avons dit plus haut que la famille des Aphroditiens, telle que nous l'avons définie, avait été subdivisée par GRUBE [75] en cinq tribus et nous avons indiqué, en même temps, les caractères fort nets sur lesquels était fondée cette classification, que nous avons adoptée à titre provisoire.

Nous allons maintenant procéder à une revision aussi rapide que possible des genres très nombreux qui constituent la famille des Aphroditidae.

Comme nous aurons l'occasion de le constater au cours de cette étude, la classification des Aphroditiens a été bien souvent remaniée et, aujourd'hui encore, il existe à son sujet des divergences considérables entre les auteurs les plus autorisés; on trouvera les causes d'un état de choses aussi fâcheux dans ce fait que certains zoologistes qui se sont occupés de l'étude de ces animaux au point de vue systématique accordent à certains caractères une importance beaucoup trop considérable, tandis que d'autres auteurs, au contraire, considèrent comme simplement spécifiques des caractères qui paraissent bien avoir une valeur générique. Nous aurons à revenir sur cette question lorsque nous étudierons plus spécialement les Polynoiniens, mais nous pouvons dès maintenant indiquer quels sont, à notre avis, les caractères essentiels qui peuvent servir de base à la classification et signaler, par contre, ceux qui, parfois employés par les anciens auteurs, ne paraissent plus aujourd'hui pouvoir être introduits dans les diagnoses des genres.

Tout d'abord, la présence de ces appendices squammiformes que l'on appelle les élytres caractérisant la famille considérée dans son ensemble, il paraît naturel d'accorder à leur mode de répartition une importance considérable. C'est là, en effet, un caractère essentiel qui, ainsi que nous le savons déjà, a été employé par KINBERG [55] et GRUBE [75] pour la délimitation de ce que nous appelons les tribus. L'étude des formes aujourd'hui connues permet de dire que, en employant concurremment avec les précédents des caractères tirés de la nature des soies, simples ou composées, l'on

arrive à définir nettement des ensembles naturels qui constitueront les tribus.

Une remarque s'impose ici : c'est que seule la répartition des élytres dans la région postérieure du corps est intéressante (abstraction faite bien entendu des Polylepidiens) ; ce que nous avons dit plus haut montre en effet que dans la région antérieure cette répartition est très constante ; et il suffit d'étudier les quelques types aberrants à ce point de vue que j'ai signalés pour se convaincre qu'il n'y a pas lieu de créer pour eux des tribus distinctes. Comme nous le verrons plus loin, MAC-INTOSH range dans le genre *Eulepis* des formes que nous croyons devoir en séparer à raison de la distribution anormale de leurs élytres antérieurs ; c'est dire qu'il serait mauvais d'établir pour ces formes une tribu distincte ; personne n'a jamais songé non plus à créer un groupe nouveau pour les *Hemilepidia*, qui paraissent si voisines des *Polynoe*.

Le nombre des appendices céphaliques a toujours été considéré, non seulement chez les Aphroditiens, mais aussi chez tous les Annélides, comme un caractère de premier ordre pour la délimitation des genres ; son importance est indiscutable, et d'ailleurs indiscutée.

A défaut des caractères précédents, ceux que l'on peut tirer du mode d'insertion des antennes sur le lobe céphalique pourront être employés comme génériques.

Il est important aussi de tenir compte de la structure des parapodes, birèmes, subbirèmes ou unirèmes, et de la forme du corps, long et cylindrique ou court et aplati.

Par contre, des études récentes ont montré que l'on ne saurait accorder aucune valeur, pour l'établissement des genres, à la forme des élytres, campanulés ou non, à leur mode d'imbrication normale (d'avant en arrière) ou rétrograde, et à ce fait que ces appendices s'entrecroisent ou non sur la ligne médiane dorsale ; nous signalerons, dans l'exposé qui suit, quelques-uns des faits qui imposent la suppression dans les diagnoses génériques de tout ce qui a trait à ces diverses manières d'être des élytres.

Nous n'avons pas, naturellement, la prétention d'avoir indiqué dans les quelques lignes qui précèdent tous les caractères que l'on peut invoquer pour la justification des coupes génériques ; nous avons voulu seulement signaler, parmi ceux auxquels l'on peut avoir recours, ceux qui, d'une utilité générale, trouvent leur application quelle que soit la tribu que l'on considère.

Nous commencerons par donner ici, sous forme de tableau dichotomique, les caractères généraux des sept tribus que nous reconnaissons dans la famille des Aphroditidae.

Des segments avec des élytres et d'autres intermédiaires aux précédents avec des cirres dorsaux.	Entre deux segments pourvus d'élytres il s'intercale, dans la partie antérieure du corps, un segment pourvu de cirres dorsaux; dans la partie postérieure tous les segments portent des cirres dorsaux ou bien entre 2 segments à élytres s'intercalent au moins 2 segments consécutifs pourvus de cirres dorsaux. Pas de soies composées.	Yeux pédonculés. Tubercule facial développé. 1 (ou 3) antennes.	Hermioninae.
		Yeux sessiles. Tubercule facial nul ou très réduit. 2 ou 3 antennes.	Polynoïnae.
	Entre 2 segments pourvus d'élytres, il n'y a jamais qu'un seul segment pourvu de cirres dorsaux. Corps vermiforme.	Pas de soies composées. Des soies composées.	Acoëtinae. Peisidiœinae.
Dans la partie antérieure du corps, les segments à élytres alternent avec ceux qui sont dépourvus de ces appendices. Dans la région postérieure tous les segments portent des élytres.		Pas de soies composées. Corps court, un peu aplati.	Eulepidinae.
		Des soies composées. Corps cylindrique, long.	Sigalioninae.
Tous les segments portent des élytres. Corps vermiforme.		Des soies composées.	Polylepidinae.

Polylepidinae. — Des sept tribus ainsi définies, l'une, celle des Polylepidinae, n'est connue que d'une façon tout à fait insuffisante; elle ne contient que deux genres, dont on trouvera plus loin les diagnoses; encore paraît-il probable, après les observations de GRUBE sur un spécimen qu'il considère comme le type du genre *Lepidopleurus* que ce genre doit disparaître et que c'est seulement par suite d'une erreur que CLAPARÈDE [68] aurait décrit des élytres sur tous les segments. Pour PRUVOT [95] le *Lepidopleurus inclusus* CLPD. est une *Psammolyce* (Sigalionien). Ce n'est donc que sous réserves que nous conserverons ici le genre *Lepidopleurus* (1).

(1) Les règles de nomenclature adoptées par les Congrès internationaux de Zoologie exigeraient d'ailleurs que ce nom générique soit changé, puisqu'il existe un genre *Lepidopleurus* créé par RISSO [26] pour un Mollusque. L'on pourrait alors adopter le nom générique de *Polylepis*, déjà employé par GRUBE [78] et dérivé directement du nom de tribu créé par CLAPARÈDE.

Acoëtinae. — Je n'ai pu, à mon grand regret, me procurer aucun représentant de la tribu des Acoëtinae ; exception faite pour le *Polyodontes maxillosus* RANZ. et le *Panthalis Erstedii* KBG., ces annélides sont d'ailleurs fort rares et les 17 autres espèces connues ne sont presque toutes représentées que par un seul exemplaire. Les formes décrites dans cette tribu étaient autrefois réparties en sept genres, de la manière suivante : *Polyodontes* RENIERI (3 espèces). *Acoêtes* AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS (2 espèces). *Eupompe* KINBERG (4 espèces). *Panthalis* KINBERG (7 espèces). *Eupanthalis* MAC-INTOSH, *Euarche* EHLERS, *Eupolyodontes* BUCHANAN (1 espèce seulement dans chacun de ces trois genres).

MISS BUCHANAN [94] a proposé une modification des limites des genres ; dédaignant les anciens caractères tirés du nombre des appendices céphaliques et de la disposition des élytres, elle accorde une importance prépondérante à la disposition des yeux, pédonculés ou non, et au mode d'origine des antennes paires, et arrive ainsi à ne conserver que 3 genres.

PRUVOT et RACOVITZA [95] ont montré le peu de précision des caractères employés par miss BUCHANAN ; ils reviennent résolument à l'ancienne classification, qu'ils modifient sur un point seulement ; ils montrent en effet que le genre *Eupompe* doit être réuni au genre *Acoêtes*, le caractère différentiel unique (élytres entrecroisés ou non sur la ligne médiane dorsale) étant insuffisant. On reste ainsi en présence de 6 genres que les auteurs cités répartissent en 3 groupes.

A. 1 antenne médiane, 1 paire d'ommatophores.. *Acoêtes*. *Panthalis*.

B. 1 antenne médiane, pas d'ommatophores..... *Eupanthalis*. *Euarche*.

C. Pas d'antenne médiane, 1 paire d'ommatophores. *Polyodontes*. *Eupolyodontes*(?)

C'est donc à cette dernière section que PRUVOT et RACOVITZA rapportent le genre *Eupolyodontes*, avec doute il est vrai. En réalité, FAUVEL [97 b] ayant montré que l'espèce typique du genre est pourvue d'une antenne impaire, ce genre doit, dans la classification précédente, passer de la section C à la section A.

Il me paraît certain que la classification des Acoëtiens doit subir encore des remaniements se traduisant par des réductions.

Tout d'abord, miss BUCHANAN [94] a cru pouvoir réunir en un seul les deux genres *Eupanthalis* et *Euarche*. EHLERS [87] lui-même dit que son genre nouveau *Euarche* est surtout caractérisé

par l'absence de pédoncules oculaires et montre qu'aucun des autres caractères qu'il signale n'est entièrement propre au genre ; il est évident, d'autre part, qu'il n'a pas eu connaissance du travail de MAC-INTOSH [76 b] contenant la description du genre *Eupanthalis*. Dans ces conditions, l'on peut adopter la manière de voir de miss BUCHANAN sur le point spécial dont nous nous occupons. Il est aussi permis, étant donné l'uniformité assez grande du faciès des Acoëtiens, de supposer que GRUBE [77] a décrit sous le même nom de *Panthalis bicolor* deux formes distinctes, dont l'une, dépourvue de pédoncules oculaires, devrait sans doute constituer une troisième espèce du genre *Eupanthalis*.

D'autre part les genres *Eupompe* et *Panthalis* n'ont jamais été différenciés que par les caractères suivants : les *Eupompe* ont des élytres tous plans (caractère invoqué par KINBERG) et tous imbriqués en sens inverse de l'imbrication ordinaire (caractère indiqué par GRUBE), tandis que chez les *Panthalis* les élytres seraient campanulés à l'exception des premières paires (KINBERG) et l'imbrication à rebours serait limitée à la région antérieure du corps (GRUBE). GRUBE [76] avait déjà montré le peu de valeur de ces caractères : *Panthalis melanonotus* GR. a les élytres antérieurs seuls imbriqués à rebours (caractère de *Panthalis*), mais tous ses élytres sont plans (caractère d'*Eupompe*). BEDDARD [89] a proposé de fusionner les deux genres en un seul. PRUVOT et RACOVITZA [95] se bornent à constater que, quel que soit le caractère auquel on a recours, les espèces étudiées par eux rentrent dans le genre *Panthalis* et ils réservent leur opinion sur la fusion proposée par BEDDARD ; mais depuis FAUVEL [97 b] a rencontré chez un Acoëtien (*Eupolyodontes Cornishii* BUCH.) des élytres plans au voisinage d'élytres campanulés et, d'autre part, l'examen comparatif des deux spécimens connus d'*Eupolyodontes Cornishii* lui a permis de constater que le mode d'imbrication des élytres est également un caractère de peu de valeur, beaucoup trop incertain pour que l'on puisse en faire la base d'une classification. En présence de ces résultats, la fusion des deux genres *Eupompe* et *Panthalis* peut être considérée comme nécessaire et, *Eupompe* ayant déjà été réuni à Acoètes, la tribu des Acoëtiens se trouverait ainsi constituée par quatre genres seulement.

Mais je n'aperçois aucune raison de conserver le genre *Eupolyodontes*. La structure de son lobe céphalique est la même que

dans le genre *Acoètes*, à un détail près, sur lequel nous revenons plus loin. L'aspect général du parapode et la distribution des soies sont absolument les mêmes dans les deux genres. La différence la plus importante est en somme celle que miss BUCHANAN a signalée dans la position relative des ommatophores et des antennes paires : chez *Eupolyodontes*, ces derniers organes s'inséreraient sur la face latérale des ommatophores, tandis que, chez *Acoètes* ils prendraient naissance à la partie ventrale de ces mêmes pédoncules oculaires. On trouve, à cet égard, des types intermédiaires et il ne me semble pas en tout cas qu'il y ait lieu de baser une coupe générique sur un caractère d'appréciation aussi délicate. Pour moi, *Eupolyodontes Cornishii* BUCH., pourvu de 4 antennes, de 2 ommatophores, de tubercules branchiaux très nets est un véritable *Acoètes*.

Nous nous trouvons ainsi en présence de trois genres seulement : *Polyodontes* RENIERI (3 espèces), *Acoètes* AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS (14 espèces) et *Eupanthalis* MAC-INTOSH (2 (ou 3) espèces).

Une seule difficulté subsiste encore, et elle est relative au genre *Polyodontes*. Comme nous l'avons vu, il comprend 3 espèces : *P. maxillosus* RANZANI, *P. Blainvillei* COSTA, *P. gulo* GRUBE. Pour ce dernier type aucune erreur n'est possible : il n'a que deux antennes ; mais, pour les deux autres, un doute pourrait subsister. *P. Blainvillei* possède un appendice médian ventral dont la signification reste incertaine ; il est néanmoins fort probable que c'est une des papilles de la trompe faisant saillie par l'orifice buccal et l'espèce en question se trouverait donc bien, elle aussi, dépourvue d'antenne médiane. La question paraît plus complexe en ce qui concerne le *P. maxillosus*. RENIERI, DELLE CHIAJE ne lui attribuent aucune antenne médiane. CLAPARÈDE [68] dit expressément que le nombre des appendices céphaliques est pair. Mais, d'autre part, la figure qu'il donne indique nettement une antenne médiane. En outre ST-LOUP [89] qui a eu l'animal en sa possession a donné plus tard [96] un dessin de *P. maxillosus* montrant trois antennes et miss BUCHANAN [94] attribue à cette espèce une longue antenne impaire.

Le texte de CLAPARÈDE est trop affirmatif pour qu'on puisse douter que sa figure est fautive. L'animal capturé par ST-LOUP [89] différait un peu, ainsi qu'il le dit lui-même, de celui qu'a figuré CLAPARÈDE et je crois qu'il faut chercher là l'explication des divergences apparentes signalées plus haut : l'Acoétien recueilli à

Marseille n'est pas un *Polyodontes* ; et de même, celui dont miss BUCHANAN [94] a figuré le lobe céphalique n'a été attribué que par suite d'une erreur au genre *Polyodontes* dont la caractéristique, parmi les Acoëtiens, est précisément de n'avoir que deux antennes.

Peisidicinæ. — Nous placerons ici un genre récemment créé par JOHNSON [97] pour un annélide de la côte californienne ; ce genre *Peisidice* possède des élytres répartis suivant la loi qui caractérise les Acoëtiens, à savoir une paire sur chacun des segments 2, 4, 5 et sur tous les segments de rang impair qui suivent. Mais tous ses autres caractères le rapprochent des Sigalioniens. Par le petit nombre de leurs segments et l'absence de branchies les *Peisidice* rappellent les *Pholoe* ; elles possèdent en commun avec les *Eupholoe* et les *Psammolyce* ce caractère d'avoir le dos et les élytres recouverts de grains de sable solidement adhérents ; enfin, comme tous les Sigalioniens, les *Peisidice* ont des soies composées.

Ce genre sera pour nous le type d'une tribu nouvelle, celle des Peisidicinæ, dans laquelle doit aussi rentrer, selon toute vraisemblance, la forme décrite par HASWELL [83] sous le nom de *Thalenessa microceras* et rangée par cet auteur dans la tribu des Sigalioniens. En effet, chez tous les Sigalioniens connus jusqu'ici, tous les segments après le 26^e et le plus souvent même après le 22^e portent des élytres. Or HASWELL a eu un fragment antérieur comptant 70 segments et présentant dans toute sa longueur l'alternance régulière des élytres et des cirres dorsaux (?) ; il est permis de supposer que cette alternance se poursuivait jusqu'à l'extrémité du corps. C'est d'ailleurs à tort que l'auteur place cette forme dans le genre *Thalenessa* qui, comme nous le verrons plus loin, est synonyme de *Sigalion* AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS s. str. KINBERG. Elle doit, en tout état de cause, à raison de la répartition de ses élytres, être prise pour type d'un genre nouveau *Haswellia*, que nous rangerons dans la tribu des Peisidicinæ.

Eulepidinæ. — SEMPER a découvert aux Philippines un Aphroditien qui, étudié par GRUBE [78] et décrit sous le nom d'*Eulepis hamifera*, a été jusqu'ici rangé à tort soit dans la tribu des Sigalioniens (GRUBE) soit parmi les Polynoiniens (MAC-INTOSH [85]).

L'*Eulepis hamifera* présente ce caractère de n'avoir pas de soies composées, ce qui l'éloigne absolument des Sigalioniens, alors que ses élytres ont dans la région postérieure du corps la distribution que l'on connaît depuis longtemps chez les formes de cette tribu (1 paire par segment). Elle a d'ailleurs le corps court et déprimé et son aspect général rappelle beaucoup celui de certains Polynoiens, des *Halosydna* KBG. par exemple.

MAC-INTOSH [85] a décrit sous ce nom générique d'*Eulepis* deux formes certainement très voisines de l'*E. hamifera* GR. mais qui me paraissent devoir rentrer dans un genre nouveau, en raison de la distribution des élytres dans la région antérieure du corps. Chez l'une d'elles l'auteur dit expressément que les élytres se trouvent sur les segments 2, 3, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 23, 26, 29 et suivants ; mais la figure qu'il donne semble plutôt indiquer que la répartition est la suivante : 2, 3, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 23, 25 et suivants. Quoi qu'il en soit, le fait que dans la région antérieure du corps trois segments consécutifs portent des élytres est caractéristique et doit amener la création d'un genre que j'appellerai *Pareulepis*. Bien que MAC-INTOSH ne dise rien sur la distribution des élytres chez le second animal, qu'il décrit sous le nom d'*Eulepis Challen-geriae*, il me paraît probable, à l'examen du dessin qu'il en publie, que cette forme présente la même répartition des élytres que la précédente et doit par suite rentrer, elle aussi, dans le genre *Pareulepis*.

Les deux genres *Eulepis*, *Pareulepis* constitueront la tribu nouvelle des Eulepidinæ, caractérisée par la répartition de ses élytres qui rappelle celle que l'on observe chez les Sigalioniens et par l'absence de soies composées.

Sigalioninæ. — La tribu des Sigalioniens comprend des genres assez nombreux.

KINBERG [55] a montré que les limites assignées au genre *Sigalion* par la diagnose d'AUDOUIN et MILNE-EDWARDS [32] devaient être resserrées et il a divisé ce genre en quatre autres : *Sigalion* s. str. *Sthenelais*, *Leanira*, *Psammolyce*, admis depuis par la majorité des zoologistes. SCHMARDA [61] a créé un cinquième genre *Conconia*. MALMGREN [66] s'est borné à rattacher aux Sigalioniens le genre *Pholoe* JOHNSTON qui, pour KINBERG, constituait à lui seul une famille (tribu) distincte.

Nous rappellerons ici que l'espèce typique du genre *Sigalion* (*sensu* KINBERG) est le *Sigalion Mathildæ* AUD. et H. M. EDW. tel qu'il a été décrit et figuré dans le tome 27 des « Annales des Sciences naturelles » ou encore dans les « Recherches pour servir à l'histoire naturelle du littoral de la France » tome II (1834) H. MILNE-EDWARDS a donné plus tard dans une édition du « Règne animal illustré » (1836-1841) une nouvelle figure bien différente de la première et qui ne se rapporte pas, quoi qu'il en ait dit, au même animal. Le prétendu *Sigalion Mathildæ* du « Règne animal illustré » est en effet une *Sthenelais* à laquelle DE QUATREFAGES [65] a imposé le nom de *Sthenelais Audouini*.

BAIRD [69] n'ayant eu qu'une connaissance imparfaite de ces faits, a pris pour type du genre *Sigalion* la *Sthenelais Audouini* DE QFGS et a dès lors été conduit à créer pour les *Sigalion* s. str. KBG un genre nouveau *Thalenessa* qui doit disparaître, si l'on tient compte de ce qui précède.

Mais MAC-INTOSH [85] après avoir constaté que le nom créé par BAIRD était inutile l'a repris, tout à fait comme s'il était nouveau (*all of which are new*) pour désigner un genre qu'il établissait [*Thalenessa* BAIRD *ch. em.*]. On aurait donc à ajouter aux six genres précédemment énumérés le genre *Thalenessa*; mais les règles de la nomenclature s'opposant à ce qu'un nom, fut-il caduc, soit employé à nouveau nous changerons la dénomination employée par MAC-INTOSH en celle d'*Euthalenessa*.

Il faut aussi tenir compte du genre *Eupholoe* MAC-INTOSH (85).

La tribu des Sigalioniens se trouve donc, à l'heure actuelle, composée des huit genres suivants : *Sigalion* AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS s. str., KINBERG, *Pholoe* JOHNSTON, *Sthenelais* KINBERG, *Leanira* KINBERG, *Psammolyce* KINBERG, *Conconia* SCHMARDA, *Euthalenessa* (*Thalenessa sensu* MAC-INTOSH) et *Eupholoe* MAC-INTOSH.

Je ne tiens pas compte, dans cette revision, du genre *Eusthenelais* créé par MAC-INTOSH [76b]; LEVINSSEN [83] a montré en effet que les genres *Eusthenelais* et *Leanira* n'étaient pas distincts.

En outre, je noterai que PRUVOT [95] fait mention d'un genre *Pholoides* sur lequel je n'ai pu trouver aucun autre renseignement. L'espèce qu'il attribue à ce genre (*Ph. dorsipapillata*) a d'ailleurs été décrite, par VON MARENZELLER [93], sous le nom générique de *Pholoe*.

Parmi les genres énumérés plus haut il en est quatre (*Sigalion*, *Pholoe*, *Eupholoe*, *Euthalenessa*) qui me paraissent définis sans ambigüité possible. On ne saurait en dire autant des quatre autres, dont les diagnoses me semblent manquer de la netteté désirable. Je laisse de côté, pour le moment, le genre *Concònia*, si insuffisamment caractérisé par SCHMARDA, et ne m'occupe que du groupe formé par *Sthenelais*, *Leanira*, *Psammolyce*.

Les dernières diagnoses publiées pour ces trois genres sont dues à GRUBE [78] qui a modifié, d'une façon fâcheuse à mon sens, celles que KINBERG [55 et 57] avait établies en créant les genres précités. GRUBE a en effet retranché d'un côté, ajouté de l'autre aux descriptions de KINBERG. Qu'a-t-il ajouté? Quelques remarques sur les soies; je n'en vois pas l'utilité: les *Sthenelais*, les *Leanira*, les *Psammolyce* sont des Sigalioniens; c'est dire que les formes rentrant dans ces genres ont à la rame ventrale des soies composées; qu'il se trouve ou non des soies simples mêlées aux soies composées, c'est un détail qui a d'autant moins d'importance que dans un même genre (*Sthenelais*) on peut observer les deux cas (rame ventrale portant des soies composées exclusivement ou, à la fois, des soies simples et des soies composées). L'on peut donc supprimer des caractéristiques établies par GRUBE ce qui a trait aux soies et dès lors on résumera de la façon suivante les diagnoses qu'il donne.

Sthenelais. Antenne médiane avec lobules (cténidies antennales) à la base. Elytres mous, lisses, recouvrant le milieu du dos.

Leanira. Antenne médiane sans cténidies. Elytres mous, lisses, ne recouvrant pas le milieu du dos dans la région antérieure.

Psammolyce. Antenne médiane sans cténidies. Elytres épais, incrustés de grains de sable et de débris de coquilles fixés sur des papilles adhésives. La ligne médiane dorsale reste à nu sur toute la longueur du corps.

GRUBE, on le voit, a recours à trois ordres de caractères: la présence ou l'absence de cténidies antennales, la structure des élytres, les dimensions relatives de ces élytres et du corps; de ces trois caractères un seul a une valeur réelle; c'est le premier; introduire les autres dans les diagnoses c'est vouloir accroître sans fin le nombre des genres. Des découvertes, pour la plupart

postérieures au travail de GRUBE [78], montrent en effet qu'il existe :

1° Des Sigalioniens pourvus de cténidies antennales, avec des élytres laissant à nu le milieu du dos dans la région antérieure du corps [*Leanira* (*Sthenelais*) *magellanica*, L. (S.) *laviei*, L. (S.) *areolata*, L. (S.) *japonica*, décrites par MAC-INTOSH [85]; *Sthenelais simplex* EHLERS [87]]. Je puis en outre ajouter que j'ai reçu de Plymouth un certain nombre d'échantillons de *Sthenelais Iduna* RATHKE dont quelques-uns avaient la ligne médiane dorsale à découvert dans la région antérieure.

2° Des Sigalioniens pourvus de cténidies antennales, avec des élytres qui s'entrecroisent sur la ligne médiane dorsale mais sont munis de papilles adhésives absolument comparables à celles des *Psammolyce* et incrustés de grains de sable (*Sthenelais minor* PRUVOT et RACOVITZA [95]).

3° Enfin peut-être aussi des Sigalioniens sans cténidies antennales mais dont les élytres recouvrent complètement la ligne médio-dorsale (*Sth. dendrolepis* CLAPARÈDE [68]).

Il faudrait donc créer ici deux et peut-être trois nouveaux genres, à moins que l'on ne se décide à supprimer complètement des diagnoses génériques les caractères tirés de la structure et de la taille des élytres. Nous avons eu déjà l'occasion, à propos des Acoëtiens, de constater le peu de valeur de ces caractères.

Mais, après avoir réalisé cette suppression qui s'impose, l'on se trouvera fort empêché d'établir, d'après les seules diagnoses de GRUBE, une différence quelconque entre *Leanira* et *Psammolyce*. Ces deux genres sont dépourvus de cténidies antennales, ce qui les différencie de *Sthenelais*. A quel criterium avoir recours pour les distinguer l'un de l'autre? Reportons-nous aux diagnoses de KINBERG [57]; tandis qu'il retenait, comme nous venons de le voir, des caractères sans valeur, GRUBE en a complètement négligé d'autres que KINBERG avait cependant placés en première ligne et qui sont tirés du mode d'insertion de l'antenne impaire. Chez les *Sthenelais* et *Leanira* il existe un cératophore très net, bien distinct du lobe céphalique et qui s'insère sur la face dorsale de la tête. Chez les *Psammolyce* au contraire le bord frontal du lobe céphalique présente en son milieu une légère saillie à l'extrémité de laquelle s'implante l'antenne en sorte qu'il

est ici impossible de distinguer la limite entre le cératophore et la tête. Mieux que de longues explications les trois figures ci-jointes feront comprendre combien considérable est la différence à ce point de vue entre *Psammolyce* et *Leanira*.

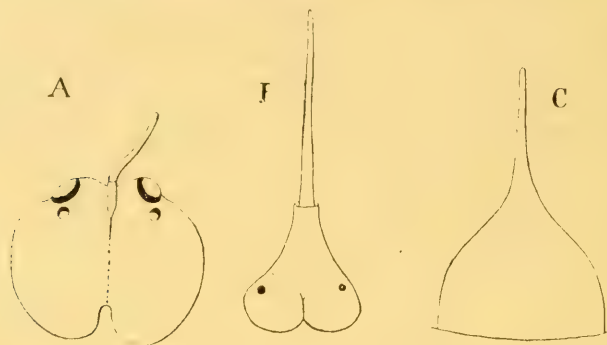


FIG. 24. — Mode d'insertion de l'antenne médiane : A. Chez une *Leanira*. — B. Chez *Psammolyce fijiensis*. — C. Chez *P. occidentalis* (B et C d'après MAC-INTOSH).

En résumé, il faut, à mon avis, dans les diagnoses de KINBERG [57] retrancher ce qui a trait aux élytres et mettre bien en évidence au contraire les caractères tirés du mode d'insertion de l'antenne impaire ; il faut, en outre, naturellement, modifier ces diagnoses dans le sens exigé par les découvertes récentes sur la morphologie externe de la région antérieure des Sigalioniens : on sait aujourd'hui que les lobules de la base de l'antenne impaire, chez les *Sthenelais* sont des organes vibratiles et non des antennes latérales ; on sait aussi qu'il existe chez les *Sthenelais*, les *Leanira*, les *Psammolyce* trois antennes dont les deux latérales sont soudées aux parapodes du premier segment somatique.

Quant au genre *Conconia* on peut le supprimer. SCHMARDÀ [61], n'admettant pas la classification de KINBERG réunit en un seul, *Sthenelais*, les trois genres dont nous venons de parler ; et il dit que les *Conconia* se distinguent des *Sthenelais* par les caractères suivants : elles sont dépourvues de mâchoires et elles ont à la rame ventrale des soies de plusieurs sortes, simples et composées. Or, aucune espèce de *Sthenelais* n'est émaxillée et parmi les *Sthenelais* décrites par KINBERG [57] il en est qui ont à la fois, à la rame ventrale, des soies simples et des soies composées. SCHMARDÀ dit aussi que les *Conconia* se distinguent des *Sthenelais* en ce qu'elles

ont des branchies même sur les segments pourvus d'élytres. Mais c'est encore là un caractère sans valeur. Quand elles existent, les branchies des Sigalioniens sont toujours présentes sur tous les anneaux.

La description très brève que SCHMARDA fait de l'espèce unique *Conconia cœrulea* ne permet pas de dire à coup sûr auquel des deux genres *Sthenelais* ou *Leanira* on peut rapporter cette forme. Mais, étant donné que seules des *Sthenelais* ont été jusqu'ici décrites avec des soies simples mêlées aux soies composées dans la rame ventrale, étant donné aussi que la plupart des *Sthenelais* ont, comme *Conconia*, le dos entièrement recouvert par les élytres, c'est à ce genre *Sthenelais* que je rattacherai la *C. cœrulea*, suivant d'ailleurs en cela l'exemple déjà donné par DE QUATREFAGES [65].

Hermioninæ. — La tribu des Hermioniens, dont certains genres sont les plus anciennement connus de la famille, est aussi celle dont la classification paraît le mieux établie ; le genre *Halithea* SAY. (= *Aphrodita* L. s. str.) fut divisé par DE BLAINVILLE [28] en deux autres, *Aphrodite* et *Hermione*, dont on a depuis corrigé les diagnoses et qui sont aujourd'hui généralement admis. KINBERG [55] créa deux nouveaux genres : *Aphrogenia* et *Lætmonice* (= *Lætmatonice* KINBERG [57]). Enfin CLAPARÈDE [68] a établi le genre *Pontogenia* dont une diagnose très précise a été donnée depuis par GRUBE [78]. Quant au genre *Triceratia*, décrit par HASWELL [83] d'une façon un peu sommaire, il est nettement caractérisé par ses trois antennes, puisque tous les autres Hermioniens ne possèdent pas d'antennes latérales.

En lisant la « Notice préliminaire » que ROULE [98] a consacrée aux Annélides recueillis par le « Travailleur » et le « Talisman » j'y trouvai la description de deux formes nouvelles décrites sous les noms d'*Aphroditella pallida* et de *Lætmonicella spinosissima*. Pensant me trouver en présence de deux genres nouveaux, dont je ne pouvais arriver à dégager nettement les caractères, je me suis adressé à l'auteur, qui, avec une amabilité dont je suis heureux de le remercier ici, a bien voulu préciser la valeur des deux coupes qu'il a établies. *Lætmonicella* n'est pour lui qu'un sous-genre de *Lætmonice*, caractérisé par l'épaisseur considérable du revêtement feutré dorsal. Quant aux *Aphroditella*, voici ce que ROULE a bien

voulu m'écrire à leur sujet : « Je caractérise les *Aphroditella* par la nature pectinée des soies ventrales et je range parmi elles les trois espèces suivantes : *Aphrodite intermedia* MAC-INTOSH, *A. oblecta* EHLERS et mon *Aphroditella pallida*. *A. oblecta* est une espèce représentative américaine de l'*Aphroditella pallida* européen-africain. Deux autres espèces *A. acuminata* EHLERS et *A. alta* KINBERG ne me semblent pas assez bien caractérisées pour les juger ».

Si le lecteur veut bien se reporter aux diagnoses données plus loin, il verra que les genres dont il a été parlé en premier lieu (*Aphrodite*, *Hermione*, *Læmatonice*, *Pontogenia*, *Aphrogenia*, *Triceratia*) y sont caractérisés à la fois par la structure de la rame dorsale et la nature des soies ventrales ; mais de ces deux caractères, un seul pourrait suffire, à la rigueur ; c'est celui qui a trait à la constitution de la rame dorsale : à lui seul il détermine le genre ; les variations de la forme des soies ventrales me paraissent, vis-à-vis du caractère précédent, d'importance secondaire et propres à caractériser des sous-genres, d'ailleurs parfaitement valables ; c'est dire que je considère *Aphroditella* comme un simple sous-genre d'*Aphrodite*.

Reste enfin la question du genre *Palmyra*.

SAVIGNY [20] a décrit sous le nom de *Palmyra aurifera* un Annélide dépourvu d'élytres, mais présentant des tubercules dorsaux sur certains anneaux dépourvus de cirres ; l'unique spécimen de SAVIGNY a été plus tard revu par AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32] et par DE QUATREFAGES [65]. D'autre part SEMPER a rapporté des Philippines un Polychète, également dépourvu d'élytres dont GRUBE [78] a donné une description, sans figures, au cours de laquelle il dit expressément qu'il n'existe pas de tubercules dorsaux ; néanmoins il admet que c'est là un second spécimen de *Palmyra aurifera* SAV. Enfin MAC-INTOSH [85] a trouvé dans les collections rapportées par le « *Challenger* » un véritable Aphroditien, soit un Polychète pourvu d'élytres, qu'il identifie avec le *Palmyra aurifera* SAV. Il admet que l'exemplaire typique avait perdu ses élytres et que les tubercules dorsaux signalés par SAVIGNY sont les élytrophores.

Il est certain que l'animal décrit par MAC-INTOSH [85] sous les nom de *Palmyra aurifera* SAV. est un Aphroditien, qu'il faut évidemment placer au voisinage des *Aphrogenia* et des *Pontogenia*.

Une étude comparative des divers spécimens de SAVIGNY, de GRUBE et de MAC-INTOSH pourra seule permettre de décider si leur attribution à une seule et même espèce est justifiée. Au cas où elle démontrerait l'exactitude des vues de MAC-INTOSH le genre *Palmyra* devrait être rangé parmi les Hermioniens. Si au contraire elle montrait que *Palmyra aurifera* SAV. (échantillon typique) n'a jamais été pourvu d'élytres il faudrait créer pour le spécimen décrit par MAC-INTOSH [85] un genre nouveau, à placer parmi les Hermioniens et non parmi les Palmyriens.

Dans le doute, je me bornerai aux quelques remarques qui précèdent et ne ferai plus mention par là suite que des six genres d'Hermioniens énumérés au début.

Polynoinæ. — Nous arrivons enfin à la tribu des Polynoiniens. Ces animaux sont peut-être, parmi les Annélides, ceux dont la classification a soulevé les discussions les plus vives et il est impossible de n'être pas frappé des divergences de vues qui règnent à cet égard entre les auteurs les plus versés dans l'étude des Polychètes.

Si nous consultons le dernier travail d'ensemble qui ait paru sur la systématique des Aphroditien, nous y verrons que GRUBE [76] divise les Polynoiniens en quatre genres : *Polynoe* SAV., *Iphione* KBG., *Gastrolepidia* SCHMARDA et *Hemilepidia* SCHMARDA. C'est d'ailleurs la première fois que les *Iphione* se trouvent rangés parmi les Polynoiniens ; elles avaient jusque là constitué une tribu distincte ; mais les arguments donnés par GRUBE en faveur de la réunion des *Iphione* aux Polynoiniens sont des plus puissants et, depuis 1876, tous les zoologistes acceptent sur ce point la manière de voir du savant annélidologue.

Si l'on s'en tenait à ce qui précède, la classification des Polynoiniens serait, comme l'on voit, assez rapidement établie. Mais elle est beaucoup plus complexe qu'elle le paraît à ce premier aperçu et, pour arriver à ce maximum de simplicité auquel il atteint, GRUBE a dû ne tenir aucun compte des remarquables travaux de KINBERG [55 et 57] et de MALMGREN [66, 67] et des coupes génériques nouvelles établies par ces auteurs ; il a pris nettement parti pour la négative dans la discussion qui, au moment où il publia son mémoire, se poursuivait sur la question de savoir s'il fallait,

ou non, subdiviser le genre *Polynoe* SAV. et, dans l'affirmative, quelles étaient les coupes qu'il convenait d'y établir.

Il est aujourd'hui généralement admis que le genre *Polynoe* (*sensu* GRUBE) est beaucoup trop vaste et que des différences comme celles que l'on peut constater entre *P. squamata* L. et *P. scolopendrina* SAVIGNY, par exemple, peuvent justifier et nécessitent même la création de genres distincts. C'est ce qu'avait compris ØRSTED qui, précisant les limites d'un genre *Lepidonotus*, établi par LEACH, fit rentrer dans ce genre la première des deux espèces citées plus haut et les formes voisines, en conservant le nom générique créé par SAVIGNY pour la *P. scolopendrina* SAV. et quelques autres espèces. La manière de voir d'ØRSTED fut vivement combattue par M. SARS, ce qui n'empêcha pas KINBERG de s'engager plus avant dans la voie qu'avait ouverte ØRSTED et de décomposer le genre *Polynoe* en six autres. MALMGREN devait aller plus loin encore; en 1866 il ajouta dix genres aux six qu'avait reconnus KINBERG. En 1867 il établit quatre coupes génériques nouvelles, si bien qu'à cette époque le genre primitif *Polynoe* SAV. se trouvait subdivisé en vingt autres.

Depuis, outre *Thormora* BAIRD, *Acholoe* CLPD., *Bylgia* THÉEL, *Lepidametria* WEBSTER, *Parapolynoe* et *Paranychia* CZERNIAWSKI, *Drieschia* MICHAELSEN, *Nectocheta* VON MARENZELLER, dix genres nouveaux ont encore été créés par MAC-INTOSH dans la tribu des Polynoiniens, ce qui fait qu'à l'heure actuelle, même en laissant de côté les formes douteuses dont GRUBE [76] n'a pas tenu compte, on trouverait dans cette seule tribu quarante et un genres plus ou moins nettement délimités.

J'ajouterai immédiatement qu'il y a lieu, en tout cas, de créer de nouvelles coupes; certains auteurs, en effet, ont décrit sous le nom générique de *Polynoe* des espèces qui ne rentrent dans aucun des 41 genres dont il vient d'être parlé; le cas se présente, à ma connaissance, pour un Polynoinien trouvé par EHLERS [87] dans le golfe de Mexico (1) et pour six des formes que MAC-INTOSH [85], qui accepte pourtant nombre des genres établis par MALMGREN, a groupées sous ce nom de *Polynoe*; il a d'ailleurs créé pour quatre de ces espèces nouvelles des sous-genres (*Admetella*, *Robertia*-

(1) Il s'agit de la *P. teniata* EHLERS; je crée pour cette forme le genre nouveau *Gastroceratella*.

nella, *Macellicephala* et *Langerhansia*) (1) beaucoup mieux définis que bien des genres de MALMGREN ou de KINBERG ; pour les deux autres formes nous devons créer des noms nouveaux : *Polynoe* (?) *ascidioides* MAC-INTOSH et *P. magnipalpa* MAC-INTOSH seront les types respectifs des genres *Herdmanella* (2) et *Kermadecella* (3).

Ce n'est donc plus sur 41 genres, mais bien sur 48 que devra porter notre discussion.

CLAPARÈDE [68], MÖBIUS [73], LENZ [75], THÉEL [79], HANSEN [82], LEVINSSEN [83] ont montré que l'on avait été beaucoup trop loin dans la division de l'ancien genre *Polynoe* SAV. Néanmoins tous ces auteurs, et beaucoup d'autres avec eux, pensent qu'une subdivision est admissible ; sur quels principes peut-on la fonder, et établir par suite la classification des Polynoiniens ?

Nous aurons tout d'abord recours à un caractère dont les pages précédentes nous ont montré l'importance et nous distinguerons des Polynoiniens à deux antennes (genre *Iphione*, *Iphionella*, *Bylgia*) et à trois antennes (les 45 autres genres).

Ces derniers présentent deux types bien distincts : les uns, à corps aplati et plus ou moins ovalaire, toujours large comparativement à sa longueur, ont des segments généralement peu nombreux et dont le nombre est, le plus souvent, constant pour une espèce donnée. De même, ils ont, en général, un nombre déterminé d'élytres. Ailleurs, au contraire, le corps vermiciforme, long, cylindrique est formé de segments dont le nombre, toujours plus considérable que dans le cas précédent, peut varier, pour une espèce donnée, dans des limites assez étendues. Quant aux élytres, leur nombre et leur mode de répartition sont, dans ce second ensemble, sujets aux variations les plus considérables.

A un autre point de vue, les Polynoiniens à trois antennes présentent encore deux catégories bien tranchées : les deux antennes latérales peuvent être insérées à la face ventrale du lobe céphalique, ou bien elles seront implantées à l'extrémité de pointes

(1) Ce nom étant préoccupé (CZERNIAWSKI [81] l'a appliqué à un genre de Syllidiens) nous le remplacerons par celui d'*Intoshella*.

(2) Dédié au professeur HERDMAN qui a découvert dans la chambre branchiale d'une ascidie l'unique échantillon connu de cette forme curieuse.

(3) *Kermadec* est le nom d'une île située par 29° S. et 178° O. et au voisinage de laquelle ont été dragués par le « *Challenger* » les deux exemplaires (♂ et ♀) décrits par MAC-INTOSH [85].

antérieures de la tête, dont elles ne sont alors, en quelque sorte, que le prolongement. Pour abréger, nous dirons par la suite que les antennes latérales ont une insertion ventrale dans le premier cas, marginale dans le second. Les deux dessins ci-joints (fig. 22)

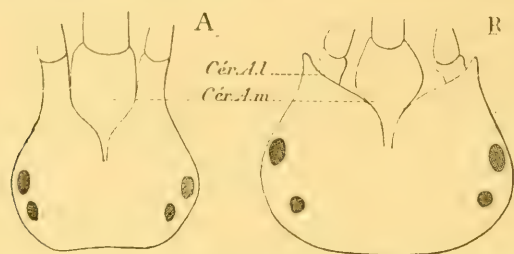


FIG. 22. — Mode d'insertion des antennes latérales A. Chez *Lepidonotus*. — B. Chez *Harmothoe*.

montrent combien sont différents les aspects du lobe céphalique dans les deux cas. Remarquons, en passant, que le type le plus primitif est celui des Polynoiniens à antennes insérées ventralement ; cela résulte des observations faites par VON MARENZELLER [74,75] sur *Lepidasthenia elegans* GR. qui, à l'état adulte a des antennes à insertion marginale, tandis que jusqu'à une époque assez avancée du développement (stade à 32 segments) l'insertion des antennes latérales se fait ventralement.

Quoi qu'il en soit, nous avons là trois séries de caractères bien nets (1) (nombre des antennes, forme générale du corps, insertion des antennes) qui nous permettent de diviser immédiatement les Polynoiniens en cinq séries de la façon suivante :

2 antennes.	Corps court, aplati.....	Série A (3 genres).
3 antennes dont les deux latérales ont une insertion	marginale {	Corps long, cylindrique.. Série B (2 genres).
		Corps court, aplati..... Série C (11 genres).
	ventrale.. {	Corps long, cylindrique.. Série D (7 genres).
		Corps court, aplati..... Série E (25 genres).

(1) Ainsi que l'a montré LEVINSEN [83], il serait fâcheux que des coupes fussent établies, dans la tribu des Polynoiniens, sur la structure de parties aussi facilement caduques que les antennes, les cirres et les élytres. Mais un caractère basé seulement sur le nombre et la répartition des antennes conserve toute sa valeur, alors même que ces appendices auraient disparu, puisque le cératophore subsiste après l'autotomie du cératostyle.

Examinons successivement chacun des ensembles ainsi constitués et voyons, pour chacun, quelles sont les réductions que l'on peut opérer.

Quelles règles devront nous guider dans cette revision ?

La plupart des genres de MALMGREN sont fondés sur des détails de la structure des soies et principalement de celles de la rame ventrale. Or, chez des animaux rampants comme le sont les Polynoiniens, ces soies s'usent très rapidement et se modifient ainsi dans leur forme (1). Ce serait là une première raison pour n'accepter que sous réserves des genres basés exclusivement sur de tels caractères. Mais, en outre, chez beaucoup de Polynoiniens la variabilité des soies est extrême. LANGERHANS [84] n'a pas décrit moins de cinq formes de soies dans la rame ventrale de la *Polynoe vasculosa* et MAC-INTOSH établit sans cesse des distinctions entre les soies supérieures et inférieures d'une même rame ; parfois il dessine en outre une soie de la partie moyenne du faisceau et, dans quelques cas, il dit expressément qu'il y a variation continue depuis le sommet jusqu'à la base d'une même rame. L'on sait d'ailleurs quelle importance considérable MAC-INTOSH accorde à la structure des soies ; et pourtant il reconnaît qu'à elles seules elles ne sauraient suffire à justifier la création de genres (*bristles alone, it is true, do not suffice to establish genera*). Tout nous engage donc à ne pas accorder aux détails de la structure des soies une importance trop considérable. Il est cependant un caractère invoqué par MALMGREN et auquel nous aurons recours : c'est celui qui est tiré de l'épaisseur relative des soies ventrales et dorsales ; il est d'une observation facile et il n'est pas à craindre que l'usure le modifie.

La structure du parapode est intéressante à noter au point de vue taxonomique ; il y a lieu de distinguer à cet égard des formes à parapodes birèmes (c'est le cas général), subbirèmes, ou même unirèmes.

(1) PRUVOT et RACOVITZA [95] ont donné une preuve frappante de l'exactitude de cette assertion. Il s'agit, il est vrai, d'un Acoëtien, mais ce qui se produit chez un *Panthalis tubicola* doit, à plus forte raison, se produire sur une forme errante rampant sur les pierres. Nous faisons allusion ici au *P. Marenzelleri* et à ses soies ventrales. Voir dans le travail cité les fig. 100 (soie jeune) et 101 (soie vieille, usée).

D'ailleurs MALMGREN [66] lui-même reconnaît que chez les *Lagisca* adultes la forme des soies est fortement modifiée par l'usure.

Nous emploierons aussi, le cas échéant, des caractères tirés du mode d'insertion de l'antenne impaire; cet appendice est, le plus souvent, implanté par son cératophore dans une échancrure médiane, plus ou moins profonde, du bord frontal du lobe céphalique, ce que l'on peut convenir d'exprimer brièvement en disant que l'insertion du cératophore médian est marginale; mais il peut se faire aussi que cette insertion soit nettement dorsale, ou, au contraire, nettement ventrale; on conçoit sans peine que l'aspect du lobe céphalique s'en trouve profondément modifié.

Série A. — Les Polynoiens pourvus de deux antennes seulement ont été répartis en trois genres *Iphione* KINBERG [55], *Bylgia* THÉEL [79] et *Iphionella* MAC-INTOSH [85]. Ce dernier genre a été créé non pour une forme nouvelle mais pour une espèce déjà décrite par DE QUATREFAGES [65] sous le nom d'*Iphione cimer*. MAC-INTOSH ne donnant pas de diagnose générique, il est assez difficile de se rendre un compte exact de la valeur du genre créé par lui; il semble toutefois qu'il n'y a pas lieu de conserver le genre *Iphionella*. Comparant *Iphionella cimer* aux *Iphione* le savant anglais signale des différences dans les longueurs relatives des soies dorsales et ventrales, dans les détails de la structure de ces soies et des élytres: ce ne sont évidemment pas là des caractères génériques; il ajoute que le lobe céphalique et le premier segment somatique d'*Iphionella* et d'*Iphione muricata* SAV. ne se ressemblent pas. Mais il suffit de regarder les dessins de SAVIGNY [20] et de KINBERG [57] pour voir que le lobe céphalique d'*I. muricata* diffère au moins autant de celui d'*I. ovata* que de celui d'*Iphionella*, et la même remarque s'applique aux premiers segments somatiques. Comme conséquence naturelle, il faut, si l'on admet le genre *Iphionella* créer aussi un genre nouveau pour l'*I. ovata*. En réalité les dessins de SAVIGNY et de KINBERG et la description de MAC-INTOSH nous font connaître trois types à coup sûr bien distincts mais qui présentent en commun un certain nombre de caractères importants et constituent un groupe des plus naturels; la forme du corps, aplati et ovalaire, entièrement caché par les élytres très brièvement pédonculés, le nombre des antennes, celui des élytres (treize paires), la forme des soies, la structure réticulée des élytres, la présence d'un tubercule facial, tels sont les caractères communs aux trois formes et qui les unissent étroitement.

Revenant, sur ce point, à l'opinion d'A. DE QUATREFAGES [65], nous réunirons ces trois types dans un genre unique *Iphione*, en sorte que la série A se trouvera constituée par les seuls genres *Iphione* et *Bylgia*, d'ailleurs bien distincts.

Série B. — Parmi les Polynoiens vermiformes pourvus de trois antennes, ceux dont les antennes latérales ont une insertion marginale ont été classés dans les deux genres *Lepidasthenia* MALMGREN [67] et *Lepidametria* WEBSTER [79]. Nous avons signalé plus haut les curieuses anomalies de la répartition des élytres que présentent les formes appartenant à ce dernier genre. Bien que très étroitement apparentés aux *Lepidasthenia*, les *Lepidametria* nous paraissent devoir former, comme le veut WEBSTER, un genre distinct, et cela précisément à raison de la si curieuse distribution des élytres que rappelle le nom générique qui leur a été attribué.

Série C. — La série C comprend, avons-nous dit, onze genres, dont voici d'ailleurs les noms :

Lepidonotus LEACH s. str. KINBERG [55], *Halosydna* KINBERG [55], *Alentia* MALMGREN [66], *Thormora* BAIRD [65], *Almaniella*, *Eulagisca*, *Euphione* MAC-INTOSH [85], *Drieschia* MICHAELSEN [92], *Nectochaeta* VON MARENZELLER [92].

Ces deux derniers sont bien distincts de tous les autres : ils renferment tous deux des formes pélagiques, pourvues de soies natatoires. Le parapode, unirème chez *Drieschia*, est subbirème chez *Nectochaeta*, ce qui permet de distinguer les deux genres.

Parmi les formes restantes nous pouvons immédiatement établir une subdivision, d'après le mode d'insertion de l'antenne impaire ; cet appendice s'implante sur la face dorsale de la tête chez *Almaniella*, *Macellicephala* et *Admetella* ; son insertion est marginale dans tous les autres cas.

On se convaincra facilement que les trois genres dont nous venons de donner les noms sont bien distincts.

Nous séparerons immédiatement du groupe qu'il nous reste à examiner les deux genres *Eulagisca* et *Euphione*. La forme des soies des *Euphione*, rappelant beaucoup celle que l'on observe chez les *Iphione*, caractérise nettement le genre, dont l'*E. Elisabethæ*

est l'unique représentant connu. Chez *Eulagisca*, MAC-INTOSH [85] décrit un appendice médian ventral qu'il appelle *subtentacular cirrus*; il me paraît infiniment probable que cet appendice n'est qu'une forme particulière de *tubercule facial*; quoi qu'il en soit l'*E. corrientis* MAC-INTOSH est le seul Polynoinien connu chez lequel on ait signalé cet appendice.

Je pense, par contre, qu'il convient de réunir dans un genre unique *Lepidonotus* LEACH *s.str.* les Polynoiniens de la section C qu'il nous reste à étudier, c'est-à-dire, en somme, ceux qui ont été rangés jusqu'ici dans l'un des genres *Lepidonotus*, *Halosydna*, *Thormora* et *Alentia*.

Nous pouvons noter tout d'abord que, depuis longtemps, les zoologistes s'accordent à ne voir dans *Alentia* qu'un sous-genre d'*Halosydna*. De même on n'a plus tenu compte, depuis BAIRD [65] du genre *Thormora* qu'il avait créé pour les *Lepidonotus* dont les élytres ne s'entrecroisent pas sur la ligne médiane dorsale.

Nous nous trouvons donc en présence de deux genres seulement. *Lepidonotus* LEACH *s.str.* KBG. est caractérisé par la présence de 12 paires d'élytres, tandis que les *Halosydna* ont de 18 à 21 paires de ces appendices.

Il n'y a ici, à mon avis du moins, d'hésitation possible qu'entre deux partis: il faut ou bien poser en principe que le nombre des élytres doit intervenir dans la définition du genre, ou bien, au contraire, décider que l'on ne tiendra pas compte de ce caractère pour l'établissement des coupes génériques. Je crois qu'il est préférable de se ranger à la seconde de ces deux opinions et les quelques faits suivants ont déterminé ma conviction sur ce point.

Tout d'abord, si le nombre des élytres est un caractère d'une réelle importance, il faut en tenir compte toujours et distinguer par des noms génériques spéciaux les *Halosydna* à 18, 19 ou 21 paires d'élytres; il faut aussi créer un genre nouveau pour l'animal décrit par VON MARENZELLER [79] sous le nom de *Lepidonotus pleiolepis*, puisqu'il possède 15 paires d'élytres, ce qui l'exclut à la fois du genre *Lepidonotus* (12 paires) et du groupe des *Halosydna* (18 à 21 paires). Il faudra de même prendre pour type d'un genre nouveau la *Polynoe capensis* MAC-INTOSH, qui a 16 paires d'élytres. Je ne vois à cela aucun inconvénient *a priori*, mais une objection se présente. DE ST-JOSEPH [88] a montré que le *L. pleiolepis*, au moment où il n'est encore pourvu que de 12 paires d'élytres,

possède déjà tous les caractères que VON MARENZELLER [79] a signalés, jusque dans les moindres détails ; à plus forte raison les possède-t-il à un stade plus avancé de son évolution ; supposons que l'on récolte un de ces animaux présentant 13 ou 14 paires d'élytres, il aura tous les caractères d'un adulte et passera pour tel ; sera-t-il logique, cependant, de le placer dans un genre nouveau ? Evidemment non ! Un raisonnement analogue s'applique à la *Polynoe capensis* ; MAC-INTOSH [85], qui l'a découverte, dit qu'elle a les soies d'une *Halosydna* et le lobe céphalique d'un *Lepidonotus*, c'est-à-dire, en somme, d'une *Halosydna* ; pouvons-nous garantir qu'il ne s'agit pas là d'une véritable *Halosydna* qui n'aurait pas atteint son complet développement ? Et, de même, la *Polynoe pustulata* MAC-INTOSH, qui par le nombre de ses élytres est une véritable *Halosydna* est néanmoins rapprochée par MAC-INTOSH [85] des *Lepidonotus*. Au stade à 24 élytres elle serait donc placée dans ce genre et devrait ainsi changer de genre à mesure qu'elle acquerrait de nouveaux segments. Enfin *Polynoe platycirrata* MAC-INTOSH, suivant le moment de son évolution où on l'examine serait successivement un *Lepidonotus*..... une *Halosydna*... et enfin ? *platycirrata*, pourvue de 23 paires d'élytres !

Pour terminer cette discussion, je crois devoir prendre en dehors de la série étudiée un exemple intéressant et me couvrir de la haute autorité de MALMGREN : ce savant dit que, chez les *Harmothoe*, le nombre des élytres varie de 26 à 30. TRAUTZSCH [90] et bien d'autres auteurs avec lui, corrigent pour dire de 26 à 32. Je laisse au lecteur le soin de conclure, en faisant seulement remarquer que les *Harmothoe* peuvent être définies en deux mots comme les *Lepidonotus* de ce que nous avons appelé la série E.

La série C, que nous étudions ici, se trouve donc réduite pour nous à 8 genres, par la suppression d'*Halosydna*, *Thormora* et *Alentia*.

Avant d'aborder l'étude des deux séries D et E, nous pouvons remarquer que, dans chacune d'elles, une subdivision nouvelle pourra être établie d'après le mode de répartition des élytres ; chez certaines formes, en effet, ces appendices laissent à nu un nombre considérable d'anneaux postérieurs, tous pourvus de cirres dorsaux ; ailleurs au contraire, quelques segments seulement (3 ou 4) font suite au dernier anneau élytrigère ; la région du corps non recouverte

par les élytres est alors très réduite, ou bien même les élytres de la dernière paire sont, dans ce cas, assez développés pour masquer le pygidium. Pour abrégé, nous dirons que ces dernières formes sont *complètement vêtues*, par opposition avec les premières, qui sont *incomplètement vêtues*.

Dans les trois séries étudiées jusqu'ici, toutes les espèces actuellement connues sont du premier type, sauf peut-être l'*Almaniella* dont on ne connaît qu'un exemplaire représenté par un fragment antérieur.

Série D. — Des sept genres qui se rangent dans la série D, six renferment des formes incomplètement vêtues : *Polynoe* SAVIGNY [20] s. str. KINBERG [55], *Hemilepidia* SCHMARDT [61], *Nemidia* et *Enipo* MALMGREN [66], *Parapolynoe* CZERNIAWSKI [82] et *Polyeunoa* MAC-INTOSH [85]. Chez l'unique espèce du genre *Acholoe* CLAPARÈDE [70] les élytres recouvrent au contraire le corps jusqu'à son extrémité postérieure.

Le genre *Parapolynoe* doit disparaître ; les caractères qui, d'après CZERNIAWSKI le différencient de *Polynoe* sont ou bien faux, ou bien d'ordre tout à fait négligeable. *Hemilepidia* et *Polyeunoa* ont une répartition des élytres qui permet de les distinguer immédiatement soit l'un de l'autre, soit du groupe formé par les trois genres *Polynoe*, *Nemidia*, *Enipo*. Pour ces deux derniers ils peuvent être réunis en un seul, auquel nous assignerons le nom de *Nemidia*. Il n'y a en effet, d'après les diagnoses mêmes de MALMGREN, d'autre différence entre eux que celle qui résulte de l'absence d'yeux chez *Nemidia*. On trouvera sans doute que c'est là un caractère sans grande valeur.

Série E. — Nous terminerons par l'étude des genres à corps massif chez lesquels les deux antennes latérales ont une insertion ventrale. Ce groupe est de beaucoup le plus important par le nombre des genres et des espèces, et par suite aussi le plus complexe. Il ne comprend pas moins de 25 genres, énumérés ici.

<i>Hermadion</i> , <i>Harmothoe</i> , <i>Antinoe</i>	KINBERG [55].
<i>Gastrolepidia</i>	SCHMARDT [61].
<i>Nychia</i> , <i>Melania</i> , <i>Eunoa</i> , <i>Lagisca</i> , <i>Evarne</i>	MALMGREN [66].
<i>Laenilla</i> , <i>Eucranta</i>	MALMGREN [66].
<i>Parmenis</i> , <i>Leucia</i> , <i>Dasylepis</i>	MALMGREN [67].

Eupolynoe, *Malmgrenia*, *Phyllantinoe*..... MAC-INTOSH [76].
Paranychia..... CZERNIAWSKI [82].
Scalisetosus, *Polynoella*, *Robertianella*..... MAC-INTOSH [85].
Intoshella nom. mutatum (= *Langerhansia*)..... MAC-INTOSH [85].
Herdmanella nov. Typus sit *Polynoe* ?) *ascidioides* MAC-INTOSH [85].
Kermadecella nov. Typus sit *Polynoe magnipalpa* MAC-INTOSH [85].
Gastroceratella nov. Typus sit *Polynoe teniata* EHLERS [87].

Quelques-uns de ces genres peuvent être supprimés.

Les différences entre *Paranychia* et *Nychia* sont vraiment trop peu importantes pour qu'il soit possible de conserver le genre créé par CZERNIAWSKI.

GIARD [86] a montré que le caractère unique (tous les appendices lisses) sur lequel était fondé le genre *Malmgrenia* est insuffisant et il a réuni les *Malmgrenia* aux *Lœnilla*.

Le genre *Phyllantinoe* est représenté par une espèce unique, décrite en vingt lignes par MAC-INTOSH [76 b], et dont les soies seules sont figurées ; dans la planche même où elles se trouvent représentées sont aussi dessinées les soies de deux *Antinoe* ; une comparaison facile à faire permet de constater que les différences entre les soies de ces deux *Antinoe* sont plus considérables que celles qui existent entre les soies de l'une d'entre elles (*A. finmarchica*) et celles de *Phyllantinoe*. Les yeux n'ont pas tout à fait, dans ce dernier genre, la même position que chez les *Antinoe* et la rame ventrale est proportionnellement plus longue ; il ne me semble pas qu'il y ait là un seul caractère générique et je crois que l'on peut réunir les genres *Phyllantinoe* et *Antinoe* en un seul, *Antinoe*.

Eupolynoe mollis MAC-INTOSH, espèce typique du genre auquel elle appartient, a été rangée par GRUBE [77] parmi les *Lœnilla*.

THÉEL [79] a proposé de fusionner en un seul les genres *Erarne*, *Eunoa*, *Lagisca*, *Harmothoe*, *Antinoe*, *Laenilla*. LEVINSÉN [83] joint au groupe *Parmenis* et *Eucranta* et des huit genres ainsi réunis il constitue le genre *Harmothoe* KBG. s. ext LEVINSÉN. Nous adopterons ce genre *Harmothoe* ainsi défini, avec une restriction cependant : nous en séparerons le genre *Lagisca*.

D'après la diagnose de MALMGREN [67] on peut dire que *Leucia* est une *Harmothoe* (au sens qui vient d'être dit) à 16 paires d'élytres. Mais nous avons déjà vu que, chez les *Harmothoe*, le nombre des

paires d'élytres peut varier de 13 à 16. Il n'y a plus lieu, dès lors, de conserver le genre *Leucia*.

Il en est de même pour *Dasylepis* qui ne se différencie des *Harmothoe* que par ses 18 paires d'élytres. Je crois inutile de reproduire ici une discussion déjà faite plus haut pour un cas analogue, et dans laquelle il n'y aurait à changer que les noms génériques.

Nous nous trouvons ainsi en présence de genres beaucoup moins nombreux ; on peut, comme nous l'avons vu, les répartir en deux groupes, et cela de la façon suivante :

α Formes complètement vêtues :

Harmothoe, *Melaenis*, *Nychia*, *Robertianella*,
Herdmanella, *Kermadecella*, *Gastroceratella*,
Polynoella, *Gastrolepidia*.

β Formes incomplètement vêtues :

Scalisetosus, *Hermadion*, *Lagisca*.

On se convaincra facilement qu'aucune réduction nouvelle n'est possible dans la section α.

Examinons maintenant le second groupe.

Les animaux décrits sous les noms génériques de *Scalisetosus* et d'*Hermadion* forment un ensemble des plus naturels ; ils présentent en commun un certain nombre de caractères importants : forme générale du corps, atténué en arrière, et du lobe céphalique, fragilité très grande, transparence et caducité des élytres dont le nombre et la distribution sont constants, longueur considérable des appendices etc., etc. GIARD [86] avait déjà signalé ce fait. Mais il faut bien reconnaître aussi avec MAC-INTOSH [85] qu'il y a des différences marquées dans les soies ; une étude rapide de quatre types va nous le prouver ; le genre *Hermadion* a été créé par KINBERG [55 et 57] qui a décrit *H. longicirratum* et *H. Magalhaensi* que l'on doit par suite considérer comme les types du genre ; nous nous appuierons en outre sur la description de CLAPARÈDE [68] pour *H. pellucidum* EHL. (= *H. fragile* CLÉD.), et sur celle de MAC-INTOSH [85] pour *Scalisetosus ceramensis*. Considérons d'abord les soies dorsales : lisses chez *H. Magalhaensi* elles sont légèrement dentées chez *H. longicirratum* et pourvues de fortes dents dans les deux autres types. Examinons maintenant les soies ventrales : chez *H. pellucidum* leur aspect général est, ainsi que le dit GIARD [86], celui d'une

soie composée dont les deux parties se seraient soudées par ankylose (1) ; chez les trois autres espèces, il n'est plus question de cette disposition si curieuse. Nous voyons donc que, logiquement, en accordant, comme il convient, aux soies ventrales une importance au moins égale à celle qui est attribuée aux soies dorsales, nous serions conduits à admettre ici trois genres au moins (*Hermadion*, *Scalisetosus* et un genre à créer pour *H. pellucidum*), et cela pour quatre espèces examinées seulement ; il ne paraît plus rationnel de ne pas rompre l'unité d'un groupe très naturel et de ne conserver ici que le genre *Hermadion* qui, avec *Lagisca*, formera la section β de la série E.

En sorte que, au total, cette dernière série de la tribu des Polynoiniens se trouve pour nous constituée par 12 genres.

Avant de donner les diagnoses de la famille des Aphroditidæ, des tribus qu'elle comprend et des genres qui constituent chacune de ces tribus, je crois devoir résumer et compléter en même temps la longue discussion qui précède dans les tableaux dichotomiques suivants, qui forment le complément naturel de celui que l'on a vu plus haut, page 73. Les genres dont le nom est suivi d'une * sont ceux dans lesquels on ne connaît qu'une seule espèce, représentée le plus souvent par un échantillon.

(1) PANCERI [75] en présence d'un exemplaire d'*H. pellucidum* qui avait autotomisé ses cirres dorsaux a été trompé par la forme des soies ventrales qu'il a prises pour de véritables soies composées, et a rangé l'animal dans le genre *Pholoe*. C'est donner la mesure de l'exactitude de la comparaison empruntée à GIARD.



POLYLEPIDINÆ...	{	Des ventouses. Pas de soies simples.....	Pelogenia*.
		Pas de ventouses. Soies dorsales simples, ventrales composées.....	Lepidopleurus*.
ACCOËTINÆ.	{	2 antennes. Des ommatophores.....	Polyodontes.
		Trois { Des ommatophores.....	Accoètes.
		antennes { Pas d'ommatophores.....	Eupanthalis.
EULEPIDINÆ.....	{	Élytres sur les segments 2, 4, 5, 7.....	Eulepis*.
		Élytres sur les segments 2, 3, 4, 6, 8.....	Pareulepis.
PEISIDICINÆ.....	{	Segments peu nombreux. Pas de cirres dorsaux.....	Peisidice*.
		Segments nombreux. Des cirres dorsaux.....	Haswellia*.
SIGALIONINÆ....	{	Une { 1 ^{er} segment achète. Pas de branchies.....	Pholoe.
		antenne { 1 ^{er} segment avec soies. Des branchies rudimentaires.....	Eupholoe*.
		Deux antennes. Branchies bien développées.....	Sigalion.
	{	Trois { Antennes latérales libres.....	Euthalenessa.
		antennes { Antennes laté - { Des cténidies antennales..	Sthenelais.
		Branchies { rales soudées { Non. Antenne dorsalement	Leanira.
		bien dé- { aux parapodes { médiane in - } sur le bord	
		veloppées { de 1 ^{er} segment.. { sérée..... } frontal...	Psammolyce.
HERMIONINÆ....	{	Une { Des soies { Soies ventrales à pointe au moins	Hermione.
		antenne en flèche { bifide.....	Lætmatonice.
		Seulement { Soies ventrales à pointe simple.	Aphrodite.
	{	Pas de { Soies ventrales à pointe simple.	Pontogenia.
		soies en flèche { Soies ventrales à pointe { à tous les segments	Aphrogenia*.
	{	Trois antennes. Pas de soies en flèche. Soies ventrales à pointe bifide.....	Triceratia*.

Deux antennes. Corps court, massif		Un tubercule facial. Soies dorsales plus fines que les soies ventrales.		Iphione		
Formes complètement vêtues.		Pas de tubercule facial. Soies dorsales plus épaisses que les soies ventrales.		Bylgia		
Trois antennes dont les deux latérales ont une insertion marginale. Formes complètement vêtues.	Corps court trapu. Antenne médiane à insertion marginale	dorsale ..	Cératophore médian inséré dans la région antérieure de la tête. Soies dorsales plus épaisses que les ventrales.	Almaniella		
			Cératophore médian inséré dans la région postérieure du lobe céphalique. / Rame dorsale dépourvue de soies / Rame dorsale pourvue de soies plus épaisses que les ventrales	Admetella		
		marginale	Formes pélagiques avec soies nata-toires. / Parapodes subbirèmes. Soies dorsales plus épaisses que les ventrales.	Macellicephala		
			Formes rampantes sans soies nata-toires. / Un appendice médian ventral (<i>subtentacular cirrus</i>). Soies dorsales plus épaisses que les soies ventrales / Pas de <i>subtentacular cirrus</i> . / Soies dorsales plus fines que les soies ventrales. / Soies dorsales plus épaisses que les soies ventrales.	Drieschia		
Corps long, vermiforme. Parapodes subbirèmes. Quand elles existent, les soies dorsales sont plus épaisses que les ventrales	Corps long, vermiforme	marginale	Parapodes subbirèmes. Soies dorsales plus épaisses que les ventrales.	Nectochaeta		
			Pas de <i>subtentacular cirrus</i> . / Soies dorsales plus fines que les soies ventrales.	Eulagisca		
			Soies dorsales plus épaisses que les soies ventrales.	Euphione		
			Soies dorsales plus épaisses que les soies ventrales.	Lepidostotus		
		Élytres distribués par paires.		Lepidasthenia		
		Certains segments portent d'un côté un élytre et de l'autre un cirre dorsal.		Lepidametria		
		Formes complètement vêtues. Soies dorsales plus fines que les soies ventrales.		Achoile		
Trois antennes dont les deux latérales ont une insertion ventrale.	Corps court trapu. Antenne médiane à insertion marginale	incomplètement vêtues.	Élytres antérieurs sur les segments 2, 4, 6, 8, 10.	Hemilepidia		
			Élytres antérieurs sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, 11.	Polynoe		
			Élytres tous groupés dans la région antérieure (15 paires). Soies dorsales avec rangées transversales d'épines, plus fines que les ventrales.	Nemidia		
			Élytres non groupés dans la région antérieure du corps. Soies dorsales plus épaisses que les soies ventrales.	Polyeunoa		
		Formes incomplètement vêtues. Antenne médiane à insertion marginale. Soies dorsales dentées en scie (ou, à la limite, lisses) / Soies dorsales plus épaisses que les ventrales. / Soies dorsales avec rangées transversales de spinules		Hermadion		
		Antenne médiane à insertion dorsale. Soies dorsales de même taille que les plus fines des ventrales, qui sont de deux sortes.		Lagisca		
		Antenne médiane à insertion ventrale. Soies dorsales de deux sortes, toutes plus fines que les ventrales.		Herdmanella		
Trois antennes dont les deux latérales ont une insertion ventrale.	Corps court trapu. Antenne médiane à insertion marginale	Formes complètement vêtues.	Parapodes unirèmes	Gastroceratella		
			Parapodes birèmes	Cirres dorsaux alternativement courts et longs. Soies dorsales plus épaisses que les soies ventrales.	Polyneola	
				Cirres dorsaux tous de même longueur	Soies dorsales plus épaisses que les ventrales.	Kermadecella
					Soies dorsales plus fines que les ventrales.	Melensis
		Parapodes birèmes	Soies dorsales ornées de rangées transversales d'épines	Harmothoe		
			Soies dorsales de même épaisseur que les soies ventrales.	Intoshella		
			Soies dorsales plus fines que les ventrales.	Robertianella		
			Soies dorsales avec rangées transversales d'épines	Nychia		

POLYNOINÆ

J'avais d'abord songé à donner, après chacune des diagnoses que l'on trouvera plus loin, une liste synonymique aussi complète que possible. Je me suis rapidement rendu compte que l'exécution de ce dessein n'allait pas sans quelque difficulté et de nombreux inconvénients : les synonymies vraiment intéressantes à connaître se trouvaient noyées dans un flot d'indications inutiles ou sans grande valeur ; je me suis décidé, dès lors, à retenir seulement, dans le nombre très considérable des ouvrages où il est question des Aphroditiens, ceux qui présentent un intérêt capital au point de vue systématique et ceux aussi dans lesquels l'auteur a étudié l'anatomie de certaines formes dont il est intéressant de connaître la place dans la classification. L'application de ce principe m'a conduit à dresser la liste suivante d'ouvrages auxquels la référence est toujours faite, quand il y a lieu.

SAVIGNY [20].	BAIRD [65].	THÉEL [79].
DE BLAINVILLE [28].	DE QUATREFAGES [65].	LEVINSEN [83].
AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32].	MALMGREN [66, 67].	HASWELL [83].
GRUBE [51].	BAIRD [69].	CARUS [85].
KINBERG [55 et 57].	CLAPARÈDE [68, 70].	MAC-INTOSH [85].
EHLERS [64].	GRUBE [75, 76].	DE ST-JOSEPH [88, 95, 98].

Il est à peine utile d'ajouter qu'il est, en outre, toujours fait mention soit de l'ouvrage dans lequel le genre étudié a été établi, soit des travaux où sont décrits les types des genres que j'ai cru devoir supprimer.

Famille **APHRODITIDÆ.**

Annélides errants à corps ovale ou oblong, ou encore vermiforme, et alors plus ou moins long, composé de segments plus ou moins nombreux.

Des appendices spéciaux, les élytres, propres à la famille, recouvrent en totalité ou en partie la face dorsale et alternent avec des tubercules branchiaux et les cirres dorsaux soit sur toute la longueur du corps, soit dans sa partie antérieure seulement, la loi d'alternance variant d'ailleurs suivant les formes considérées.

Le lobe céphalique est enfoncé comme un coin entre les premiers segments somatiques, dont les parties latérales subissent une déviation qui a pour effet de les ramener vers l'avant ; les antennes sont au nombre de 1 à 3 ; 2 palpes, coniques ou filiformes, sont toujours insérés à la face ventrale de la tête, latéralement. Les yeux, sessiles ou pédonculés, sont en général au nombre de quatre.

Le premier segment somatique, souvent invisible sur la face dorsale, est pourvu de deux paires de cirres tentaculaires et peut porter des soies plus ou moins nombreuses.

Les cirres ventraux du second segment sont allongés et dirigés vers l'avant.

Les parapodes, monostiques, sont typiquement birèmes. Il y a toujours des soies simples et souvent aussi des soies composées. Les cirres dorsaux ont un cirrophore dont les cirres ventraux, au delà du second segment, sont dépourvus dans la plupart des cas.

La trompe, exsertile, couronnée de papilles plus ou moins nombreuses, est armée de quatre mâchoires.

L'intestin émet, dans chaque segment, une paire de cœcums.

SYNONYMIE.	Famille	Aphrodités <i>p.p.</i>	SAVIGNY [20]. — DE BLAINVILLE [28].
	»	Aphrodisiens <i>p.p.</i>	AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32].
	»	Aphroditea <i>p.p.</i>	GRUBE [51].
	Ordre	Aphroditea <i>p.p.</i>	KINBERG [55, 57].
	Famille	Aphroditacea.....	SCHMARDA [61]
	»	Aphroditea.....	EHLERS [64]. — DE QUATREFAGES [65].
	Ordre	Aphroditea <i>p.p.</i>	BAIRD [65].
	Famille	Aphroditiens.....	CLAPARÈDE [68, 70].
	»	Aphroditæ.....	GRUBE [75, 76]. — CARUS [85].
	»	Aphroditidea.....	EHLERS [87].
	»	Aphroditiens.....	DE ST-JOSEPH [88, 95, 98].

Tribu HERMIONINÆ.

Aphroditiens à corps ovale, massif, fortement aplati, formé de segments peu nombreux.

Les douze premières paires d'élytres sont insérées sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 23. Pour les élytres supplémentaires, quand il en existe, la loi de répartition est variable ; dans l'immense majorité des cas on les trouve sur les segments 26, 29, 32 et ainsi de suite, de 3 en 3.

Le lobe céphalique porte des yeux brièvement pédonculés, une ou trois antennes et deux palpes. Le tubercule facial, bien développé, est toujours visible sous la base de l'antenne impaire.

Le premier segment somatique est pourvu de soies.

Les parapodes, birèmes, n'ont que des soies simples ; la rame dorsale porte toujours un faisceau de grosses soies relevées sur les côtés du corps et dirigées vers l'arrière ; elle peut présenter aussi des soies capillaires, enchevêtrées ou non au-dessus du dos pour former un feutrage dorsal.

Les papilles de la trompe, très nombreuses, sont disposées en plusieurs cercles ; les mâchoires sont cartilagineuses.

SYNONYMIE.	Tribu	Aphrodisiens ordinaires <i>p.p.</i> ...	AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32].
	Famille	Aphroditacea.....	KINBERG [55, 57]. BAIRD [65]. MALMGREN [66].
	»	Aphroditidæ.....	MALMGREN [67].
	Tribu	Aphroditides.....	CLAPARÈDE [68].
	»	Hermionea.....	GRUBE [75].
	Famille	Aphroditidæ.....	LEVINSÉN [83].
	»	Aphroditacea.....	HASWELL [83].
	»	Aphroditidæ.....	MAC-INTOSH [85].
	Tribu	Hermionea.....	CARUS [85]. DE ST-JOSEPH [88, 95, 98].

Genre *Aphrodite* LINNÉ s. str. KINBERG [55].

Hermioniens à une antenne.

Les parapodes ont à la rame ventrale des soies à point simple, dont l'extrémité peut, ou non, être barbelée ; à la rame dorsale, il existe sur tous les segments un faisceau de soies fortes, longues, relevées sur les côtés du corps et, en outre, deux pinceaux de soies capillaires. La rame dorsale des pieds pourvus d'élytres porte en outre un troisième faisceau de soies capillaires.

Dans toutes les espèces connues jusqu'ici, les soies capillaires des rames dorsales forment au-dessus du dos un feutrage épais.

SYNONYMIE	<i>Aphrodita p.p.</i>	LINNÉ [1767].
	<i>Halithea p.p.</i>	SAVIGNY [20].
	<i>Aphrodita p.p.</i> , <i>Hermione</i>	DE BLAINVILLE [28].
	<i>Aphrodita p.p.</i>	AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32]. GRUBE [51].
	<i>Aphrodita</i>	KINBERG [55, 57].
	<i>Aphrodite p.p.</i>	SCHMARDT [61].
	<i>Aphrodita</i>	BAIRD [65].
	<i>Aphrodita p.p.</i> , ? <i>Milnesia p.p.</i> ..	DE QUATREFAGES [65].
	<i>Aphrodita</i>	MALMGREN [66, 67]. CLAPARÈDE [68].
	<i>Aphrodite</i>	GRUBE [75].
	<i>Aphrodita</i>	LEVINSEN [83]. HASWELL [83]. MAC-INTOSH [85].
	<i>Aphrodite p.p.</i> , ? <i>Milnesia p.p.</i> ..	CARUS [85].
	<i>Aphrodite</i>	DE ST-JOSEPH [88, 95, 98].
	<i>Aphrodite</i> , <i>Aphroditella</i>	ROULE [98].

Genre *Hermione* DE BLAINVILLE [28].

Hermioniens à une antenne.

Les parapodes ont à la rame ventrale des soies à pointe au moins bifide ; la rame dorsale des pieds élytrigères comprend deux faisceaux, l'un latéral, avec un pinceau de soies très fines, l'autre dorsal, dont la portion interne est composée de soies fortes, raides, tandis qu'à la partie externe se trouvent des soies en flèche ; dans les segments dépourvus d'élytres le faisceau latéral existe seul.

SYNONYMIE	<i>Halithea p.p.</i>	SAVIGNY [20].
NON	<i>Hermione</i>	DE BLAINVILLE [28].
	<i>Aphrodita p.p.</i>	AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32]. GRUBE [51].
	<i>Hermione</i>	KINBERG [55 et 57].
	<i>Hermione p.p.</i>	BAIRD [65]. DE QUATREFAGES [65].
	<i>Hermione</i>	CLAPARÈDE [68]. GRUBE [75]. HASWELL [83].
	<i>Hermione</i>	MAC-INTOSH [85]. CARUS [85]. JAQUET [86].
	<i>Hermione</i>	DE ST-JOSEPH [88].

Genre *Aphrogenia* KINBERG [55].

Hermioniens à une antenne.

Les parapodes ont à la rame ventrale des soies à pointe au moins bifides. Dans les segments élytrigères, la rame dorsale comprend deux faisceaux, l'un formé de soies raides, grosses, dirigées latéralement, l'autre constitué par des soies très fines ; ce dernier disparaît dans les pieds pourvus d'un cirre dorsal.

SYNONYMIE.	<i>Aphrogenia</i>	KINBERG [55, 57].
	<i>Hermione p.p.</i>	DE QUATREFAGES [65]. (<i>H. alba</i>).
	<i>Aphrogenia</i>	GRUBE [75].

Genre *Lætmatonice* KINBERG [57].

Hermioniens à une antenne.

La rame ventrale des parapodes a toujours des soies à pointe simple, dont la partie terminale est barbelée. La rame dorsale des pieds élytrigères porte de grosses soies fortes relevées sur les côtés du corps et un faisceau de soies en flèche dirigées vers l'extérieur. Dans les segments dépourvus d'élytres les soies en flèche sont remplacées par des soies capillaires qui peuvent, ou non, s'intriquer pour former un feutrage dorsal.

SYNONYMIE. <i>Lætmatonice</i>	KINBERG [55].
<i>Lætmatonice</i>	KINBERG [57]. BAIRD [65]. DE QUATREFAGES [65].
<i>Lætmatonice</i>	MALMGREN [66, 67]. GRUBE [75]. LEVINSEN [83]. MAC-INTOSH [85].
<i>Lætmatonice</i>	EHLERS [87].
<i>Lætmatonice</i> , <i>Lætmonicella</i>	ROULE [98].

Genre *Pontogenia* CLAPARÈDE [68].

Hermioniens à une antenne.

Les parapodes sont tous semblables entre eux et portent à la rame ventrale des soies à pointe bifide et à la rame dorsale 2 faisceaux de soies capillaires, et, entre eux, un faisceau de grosses soies fortes, relevées sur les côtés du corps.

SYNONYMIE. ? <i>Hermione</i> p.p.....	DE BLAINVILLE [28]. BAIRD [65].
<i>Aphrodite</i> p.p.....	DE QUATREFAGES [65]. (<i>A. echinus</i>).
<i>Pontogenia</i>	CLAPARÈDE [68]. GRUBE [75, 78]. EHLERS [87].
<i>Aphrodite</i> p.p., <i>Pontogenia</i>	CARUS [85].

Genre *Triceratia* HASWELL [83].

Hermioniens à trois antennes.

La rame ventrale des parapodes porte des soies à pointe bifide. A la rame dorsale, il existe de grosses soies relevées sur le côté du corps et, dans la région interne, des soies capillaires qui forment en s'intriquant un feutrage dorsal.

SYNONYMIE <i>Triceratia</i>	HASWELL [83].
-----------------------------------	---------------

Tribu POLYNOINÆ.

Aphroditien à corps ovale ou court et large, ou encore vermiforme, et alors plus ou moins long.

Dans la région antérieure du corps les segments 2, 4, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 23 portent des élytres. Dans la région postérieure ou bien tous les segments sont dépourvus d'élytres, ou bien, entre deux segments élytrigères s'intercalent deux segments consécutifs pourvus de cirres dorsaux.

Le lobe céphalique porte 4 yeux sessiles, 2 ou 3 antennes et 2 palpes ; il existe parfois un tubercule facial, mais peu développé.

Le 1^{er} segment somatique porte, en général un nombre très réduit de soies.

Les parapodes n'ont que des soies simples.

La trompe, couronnée de papilles peu nombreuses, toutes égales entre elles et disposées en un seul cercle, est armée de 4 mâchoires cornées.

SYNONYMIE.	<i>Tribu</i>	Aphrodisiens ordinaires <i>p.p.</i>	AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32].
	<i>Familles</i>	Iphionea et Polynoina.....	KINBERG [55 et 57].
	<i>Famille</i>	Polynoina.....	BAIRD [65]. MALMGREN [66].
	"	Polynoidæ.....	MALMGREN [67].
	<i>Tribu</i>	Polynoides.....	CLAPARÈDE [68, 70].
	"	Polynoina.....	GRUBE [75, 76].
	<i>Familles</i>	Iphionea et Polynoina.....	HASWELL [83].
	<i>Famille</i>	Polynoidæ.....	LEVINSEN [83].
	"	Polynoidæ <i>p.p.</i>	MAC-INTOSH [85] (excl. <i>Eulepis</i>).
	<i>Tribu</i>	Polynoina.....	CARUS [85]. DE ST-JOSEPH [88, 98].
	<i>Famille</i>	Polynoidæ.....	JOHNSON [97].

Genre *Acholoe* CLAPARÈDE [70].

Polynoiniens à corps long, vermiforme, à segments très nombreux.

Élytres insérés sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, 11... 23, 26, 29, 32, et ainsi de suite, de 3 en 3 anneaux, jusqu'à l'extrémité postérieure du corps.

Le lobe céphalique porte trois antennes. Le cératophore médian est logé dans une échancrure du bord frontal ; les antennes latérales naissent ventralement.

Les parapodes ont à la rame dorsale un petit nombre de soies courtes, ornées de séries transversales de spinules. Les soies peu nombreuses (6 à 8) de la rame ventrale, plus épaisses, présentent au-dessous de la pointe des séries d'épines, disposées transversalement.

Le tubercule branchial très développé ici, a été désigné par CLAPARÈDE sous le nom de *branchie*.

SYNONYMIE.	<i>Nereis p.p.</i>	DELLE CHIAJE [28]. (<i>N. squamosa</i>).
	<i>Polynoe p.p.</i>	DELLE CHIAJE [41]. (<i>P. astericola</i>).
	<i>Polynoe p.p.</i>	GRUBE [55]. DE QUATREFAGES [56].
	<i>Acholoe</i>	CLAPARÈDE [68].
	<i>Polynoe p.p.</i>	GRUBE [76].
	<i>Acholoe</i> (sic).....	MAC-INTOSH [85].
	<i>Acholoe</i>	CARUS [85]. DE ST-JOSEPH [88].

Genre *Admetella* MAC-INTOSH [85].

Polynoiniens à corps aplati et ovalaire, formé cependant de segments nombreux (60 et plus).

Un exemplaire de plus de 60 segments à 24 paires d'élytres (1).

Le lobe céphalique porte trois antennes dont 2 sont insérées à l'extrémité de prolongements latéraux de la tête. Le cératophore médian pourvu de deux appendices latéraux (cténidies ?) s'insère dans la région dorsale et postérieure de la tête.

Les deux premiers segments somatiques sont dépourvus de soies.

Les parapodes sont subbirèmes, la rame dorsale n'ayant qu'un acicule, sans trace de soies. La rame ventrale porte de nombreuses soies ornées de séries transversales de spinules très délicates ; ces soies se divisent à leur extrémité en deux pointes larges, de forme triangulaire, aplaties parallèlement au plan de symétrie de la soie.

SYNONYMIE.	<i>Polynoe</i> (<i>Admetella</i>).....	MAC-INTOSH [85].
------------	--	------------------

(1) MAC-INTOSH n'indique pas leur répartition. On ne saurait donc affirmer, jusqu'à plus ample examen, que cette forme soit *complètement vêtue*, ce qui me paraît néanmoins fort probable puisque, si l'on admet la répartition ordinaire des élytres supplémentaires (de 3 en 3 segments), la 24^e paire d'élytres se trouverait sur le 59^e anneau.

Genre *Almaniella* MAC-INTOSH [85] (1).

Polynoiniens à corps aplati dorso-ventralement

Elytres insérés sur les segments 2, 4, 5, 7.....

Le lobe céphalique porte deux antennes latérales insérées à l'extrémité de prolongements du bord frontal et une antenne médiane dont le cératophore naît sur la face dorsale de la tête dans la région antérieure.

Les parapodes ont à la rame dorsale des soies épaisses, ornées à l'extrémité de spinules délicates disposées en séries transversales ; les soies, beaucoup plus fines, de la rame ventrale sont garnies, jusqu'à une certaine distance de la pointe, de rangées transversales de spinules ; au-dessus de la dernière de ces rangées il se produit une diminution sensible dans le diamètre de la soie et la portion tout à fait terminale, lisse, se termine brusquement en pointe bifide.

SYNONYMIE. *Almaniella*..... MAC-INTOSH [85].
Almaniella ?..... DE ST-JOSEPH [88].

Genre *Bylgia* THÉEL [79].

Polynoiniens à corps court, aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres, insérés sur les segments 2, 4, 5, 7, 9... 23, 26, 29, 32 recouvrent le corps jusqu'à son extrémité postérieure.

Le lobe céphalique porte deux antennes insérées près du milieu du bord frontal.

Les parapodes ont à la rame dorsale des soies épaisses ornées de rangées transversales de spinules ; les soies très fines, de la rame ventrale, sont garnies d'épines irrégulièrement distribuées.

SYNONYMIE. *Bylgia*..... THÉEL [79]. LEVINSSEN [83]. DE ST-JOSEPH [88].

Genre *Drieschia* MICHAELSEN [92].

Polynoiniens à corps court, aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres, insérés sur les segments 2, 4, 5, 7... 23, 26 recouvrent le corps jusqu'à son extrémité postérieure.

Le lobe céphalique est semblable à celui des *Lepidonotus*.

Les parapodes, unirèmes, présentent deux sortes de soies ; les unes, courtes, épaisses, sont ornées au voisinage de la pointe de quelques épines disposées en un très petit nombre de séries transversales ; les autres, 8 à 10 fois plus longues, capillaires, sont des organes natatoires (l'animal est pélagique).

SYNONYMIE. *Drieschia*..... MICHAELSEN [92]. VON MARENZELLER [92].

Genre *Eulagisca* MAC-INTOSH [85] (2).

Polynoiniens à corps massif, aplati.

Le lobe céphalique porte deux antennes latérales insérées à l'extrémité de prolongements du bord frontal et une antenne impaire dont le cératophore est

(1) On ne connaît de ce genre qu'une espèce (*A. sotubalensis*) représentée seulement par un fragment antérieur.

(2) MAC-INTOSH dit simplement que la longueur est de 38^m/_m et la plus grande largeur de 15^m/_m soies comprises. Il ne donne aucun renseignement sur le nombre des segments et la répartition des élytres. Il est néanmoins certain que le genre *Eulagisca* est parfaitement valable à raison de l'existence du *subtentacular cirrus* qui n'est sans doute qu'une forme de tubercule facial.

logé dans l'échancrure médiane. A la face ventrale, sur la ligne médiane, un petit appendice (*subtentacular cirrus*) s'insère au milieu du bord supérieur de la bouche, dans une dépression.

Les parapodes, birèmes ont des soies semblables à celles des *Lagisca*.

SYNONYMIE. *Eulagisca*..... MAC-INTOSH [85].
Eulagisca ?..... DE ST-JOSEPH [88].

Genre *Euphione* MAC-INTOSH [85].

Polynoiniens à corps court, aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres au nombre de 26 recouvrent le corps jusqu'à son extrémité postérieure (1).

Le lobe céphalique est semblable à celui des *Lepidonotus*.

Les parapodes ont à la rame dorsale des soies très fines ornées de deux séries d'épines plus ou moins développées et à la rame ventrale des soies beaucoup plus épaisses, dont le tranchant est muni sur chaque bord d'épines longues, flexibles, donnant à la soie un aspect barbelé (2).

SYNONYMIE. *Euphione*..... MAC-INTOSH [85].

Genre *Gastroceratella* nov.

Polynoiniens à corps court, aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres, insérés sur les segments 2, 4, 5, 7, 9..... 23 recouvrent complètement le corps.

Le lobe céphalique, de forme carrée, porte trois antennes insérées ventralement.

Les parapodes sont birèmes. La rame dorsale, très petite, porte deux séries de soies ; les unes, peu nombreuses, ornées de séries transversales d'épines, les autres en très grand nombre, beaucoup plus fines, lisses. A la rame ventrale les soies, courtes et épaisses, sont le tranchant orné d'une série de dents sur chacun de ses bords.

Typus sit Polynoe taniata EHLERS [87].

SYNONYMIE. *Polynoe p.p*..... EHLERS [87].

Genre *Gastrolepidia* SCHMADA [61].

Polynoiniens à corps aplati, court et large, mais formé de segments assez nombreux.

Les élytres sont insérés sur les segments 2, 4, 5, 7, 9... 23, 26, 29, 32 et ainsi de suite, de 3 en 3 anneaux, jusqu'à l'extrémité postérieure du corps.

Il existe en outre à la face ventrale des appendices lamelleux, (élytres ventraux ?), à raison d'une paire par segments.

Le lobe céphalique porte trois antennes disposées comme chez les *Harmothoe*.

Les parapodes ont à la rame dorsale des soies courtes, striées transversalement et dont le tranchant présente sur chacun de ses bords une série de

(1) La fig. 3 pl. IX n'en montre que 11 paires, sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21.

(2) A l'explication de la pl. VIII A, MAC-INTOSH [85] attribue à *Iphione spinosa* les soies d'*Euphione* qu'il a dessinées.

spinules très délicates ; à la rame ventrale, les soies sont de deux sortes ; les unes, à peine plus grosses que les soies dorsales, les autres deux fois plus fines, ces deux séries de soies présentant d'ailleurs la même ornementation que les soies dorsales.

SYNONYMIE. *Gastrolepidia*..... SCHMARDT [61]. DE QUATREFAGES [65].
Gastrolepidia..... BAIRD [69]. GRUBE [76, 78].

Genre *Harmothoe* KINBERG [55] s. ext.

Polynoiniens à corps court, aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres, insérés sur les segments 2, 4, 5, 7, 9... 23, 26, 29, 32 et ainsi de suite, de 3 en 3 segments, sont en général au nombre de 15 paires et recouvrent le corps jusqu'à son extrémité postérieure.

Le lobe céphalique porte 3 antennes ; le cératophore médian est logé dans une échancrure du bord frontal de la tête ; les deux antennes latérales s'insèrent ventralement.

Les parapodes ont à la rame dorsale des soies épaisses, ornées de séries transversales d'épines. Les soies de la rame ventrale, plus fines, présentent la même ornementation.

SYNONYMIE. *Aphrodita* p.p..... LINNÉ [767].
Eumolpe p.p..... OKEN [15].
Lepidonotus p.p..... LEACH [16].
Polynoe p.p..... SAVIGNY [20].
Eumolpe p.p..... DE BLAINVILLE [28].
Polynoe p.p..... AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32].
Lepidonote p.p..... ØRSTED [43].
Polynoe p.p..... GRUBE [51].
Harmothoe, Antioe..... KINBERG [55].
Polynoe p.p..... SCHMARDT [61]. EHLERS [64]. DE QUATREFAGES [65].
Lepidonotus p.p., *Harmothoe*..... } BAIRD [65].
Antioe..... }
Harmothoe, Antioe..... }
Eucranta, Eunoe..... } MALMGREN [66].
Evarne, Lænilla..... }
Harmothoe, Antioe, Eucrante..... }
Eunoe, Evarne, Lænilla..... } MALMGREN [67].
Parmenis, Leucia, Dasylepis..... }
Polynoe p.p..... CLAPAREDE [68, 70].
Eupolynoe..... MAC-INTOSH.
Malmgrenia..... MAC-INTOSH [76 a].
Phyllantioe..... MAC-INTOSH [76 b].
Polynoe p.p..... GRUBE [76].
Polynoe p.p., *Parmenis*..... } THÉEL [79].
Leucia, Dasylepis, Eucrante..... }
Harmothoe p.p., *Leucia, Dasylepis*..... LEVINSÉN [83].
Polynoe p.p..... CARUS [85].
Harmothoe, Leucia, Dasylepis..... }
Eupolynoe, Malmgrenia..... } DE ST-JOSEPH [88, 95, 98].
Harmothoe p.p..... JOHNSON [97].
? Harmothoe s. ext..... ROULE [98].

Remarques. — Je n'ai pas donné ici la synonymie pour le travail de MAC-INTOSH [85]. L'indication que j'aurais pu en faire ne donnerait en effet qu'une idée incomplète de l'opinion de MAC-INTOSH sur la question. On peut dire que, outre les coupes génériques nouvelles qu'il a établies et dont il est fait mention, le savant anglais admet tous les genres de MALMGREN.

Genre *Hemilepidia* SCHMARD [61].

Polynoiniens à corps long, vermiforme, à segments très nombreux.

Tous les segments sont pourvus d'une paire de cirres dorsaux. Les segments 2, 4, 6, 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20, 22, 24, 26, 29, 32 portent en outre une paire d'élytres ; un grand nombre d'anneaux postérieurs restent ainsi à découvert.

Les parapodes ont à la rame dorsale des soies denticulées et à la rame ventrale des soies ornées de séries transversales d'épines.

SYNONYMIE. *Hemilepidia*..... SCHMARD [61]. DE QUATREFAGES [65]. BAIRD [69]. GRUBE [76].

Genre *Herdmanella* nov.

Polynoiniens à corps aplati formé de segments peu nombreux.

Huit paires d'élytres sont insérées sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, 11, 13, 15. Une neuvième se trouve sur le 17^e et dernier anneau.

La tête, de forme ovoïde, à grand axe transversal porte une antenne médiane insérée au centre de la face dorsale et deux petites antennes latérales. Les cératophores paraissent faire défaut.

Les parapodes ont à la rame dorsale des soies très fines qui présentent sur chaque bord du tranchant une rangée de spinules très délicates. A la rame ventrale des soies aussi fines que les dorsales, à bout arrondi, coexistent avec d'autres plus épaisses, terminées en pointes. Ces deux sortes de soies ont la même ornementation que les soies dorsales.

Typus sit Polynoe (?) ascidioides MAC-INTOSH [85].

SYNONYMIE. *Polynoe* (?)...... MAG-INTOSH [85].

Genre *Hermadion* KINBERG [55].

Polynoiniens à corps aplati, de forme ovulaire, formé de segments peu nombreux.

Un certain nombre d'anneaux postérieurs, tous pourvus de cirres dorsaux, ne sont pas recouverts par les élytres, insérés sur les segments 2, 4, 5, 7, 9..... 23, 26, 29, 32.

Le lobe céphalique porte trois antennes, disposées comme chez les *Harmothoe*.

Les parapodes ont à la rame dorsale des soies dentées en scie, les dents étant d'ailleurs plus ou moins développées et pouvant même faire complètement défaut ; à la rame ventrale les soies, plus fines, sont ornées au-dessous de la pointe de séries transversales de spinules.

SYNONYMIE. *Lysidice* DELLE CHIAJE [11]. *L. ninetta*.
Aphrodita p.p. DALYELL [53].
Hermadion..... KINBERG [55, 57].
Polynoe p.p. EHLERS [61]. *P. pellucida*.
Hermadion p.p. BAIRD [65].
Lepidonotus p.p. DE QUATREFAGES [65].
Hermadion..... CLAPARÈDE [68, 70].
Phloe..... PANCERI [75]. *Ph. brevicornis* = *H. pellucidum*.
Polynoe p.p. GRUBE [76].
Hermadion..... LEVINSSEN [83].
Hermadion, *Scalioetopus*..... MAC-INTOSH [85].
Hermadion, *Phloe* p.p. CARUS [85]. *Ph. brevicornis*.
Hermadion DE ST-JOSEPH [88].
Harmothoe p.p. JOHNSON [97].

Genre *Intoshella* *nomen mutatum*.

Polynoiniens à corps court, aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres, au nombre de 18-20 paires, couvrent le dos jusqu'à l'extrémité postérieure du corps.

Le lobe céphalique ressemble à celui des *Hermadion*.

Les parapodes ont, aux deux rames, des soies de même grosseur, dont l'ornementation consiste en rangées transversales de denticules à peine visibles.

SYNONYMIE. *Polynoe* (*Langerhansia*) (1) MAC-INTOSH [85].

Genre *Iphone* KINBERG [55].

Polynoiniens à corps ovulaire, aplati, formé de segments peu nombreux.

Le corps est entièrement caché par les élytres, insérés sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, 23, 26.

Le lobe céphalique porte deux antennes. Il existe un tubercule facial bien développé.

Les parapodes, birèmes, ont la rame dorsale des soies très fines ornées de deux séries d'épines plus ou moins développées et à la rame ventrale des soies beaucoup plus grosses présentant au-dessous de la pointe une région ornée sur les deux bords du tranchant de deux séries d'épines plus ou moins longues.

SYNONYMIE. *Polynoe* p.p. SAVIGNY [20].
Eumolpe p.p. DE BLAINVILLE [28].
Polynoe p.p. AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32]. GRUBE [51].
Iphone KINBERG [55, 57].
Eumolpe, ? *Polynoe* p.p. SCHMARDT [61].
Iphone DE QUATREFAGES [65]. BAIRD [65]. GRUBE [76].
Iphone, *Iphonella* (2) MAC-INTOSH [85].

Genre *Kermadecella* *nov.*

Polynoiniens à corps aplati formé de segments peu nombreux, de forme ovulaire chez la femelle, allongé et partout de même largeur chez le mâle.

Les élytres, qui couvrent le corps jusqu'à son extrémité postérieure, sont insérés sur les segment 2, 4, 5, 7, 23 chez la femelle et, chez le mâle sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, 23, 25, 29, 31.

Les cirres dorsaux, présents sur tous les anneaux dépourvus d'élytres, sont alternativement longs et courts, au moins chez le mâle et, dans la région antérieure, les cirres dorsaux courts (insérés sur les segments 6, 10) présentent à la base du cirrostyle une dilatation qui fait défaut aux cirres dorsaux longs.

Le lobe céphalique ressemble à celui des *Harmothoe*.

Les parapodes ont à la rame dorsale des soies épaisses ornées de séries transversales d'épines. Les soies de la rame ventrale, plus fines, présentent au voisinage de la pointe un renflement orné de séries transversales de spinules.

Typus sit *Polynoe magnipalpa* MAC-INTOSH [85].

SYNONYMIE. *Polynoe* p.p. MAC-INTOSH [85].

(1) Ce nom (*Langerhansia*) a déjà été employé par CZERNIAWSKI [81] pour un genre de Syllidiens.

(2) A l'explication des planches (pl. VIII A), MAC-INTOSH [85] attribue à l'*Iphone ovata* les soies d'*Iphonella cimex* qu'il a représentées.

Genre *Lagisca* MALMGREN [66].

Polynoiniens à corps aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres, insérés sur les segments 2, 4, 5, 7.... 23, 26, 29, 32 laissent à nu un certain nombre de segments postérieurs.

Le lobe céphalique ressemble à celui des *Harmothoe*.

Les parapodes ont des soies semblables à celles des *Harmothoe*.

SYNONYMIE.	<i>Polynoe p.p.</i>	GRUBE [40]. RATHKE [40]. M. SARS [60]. BAIRD [65].
	<i>Lepidonotus p.p.</i>	DE QUATREFAGES [55].
	<i>Lagisca</i>	MALMGREN [66, 67].
	<i>Polynoe p.p.</i>	CLAPARÈDE [68]. GRUBE [76]. THÉEL [79].
	<i>Harmothoe p.p.</i>	LEVINSEN [83].
	<i>Lagisca</i>	MAC-INTOSH [85]. CARUS [85]. DE ST-JOSEPH [88, 95, 98].
	<i>Harmothoe p.p.</i>	JOHNSON [97].

Genre *Lepidametria* WEBSTER [79].

Certains segments portent d'un côté un cirrè et de l'autre un élytré. Les autres caractères de ce genre lui sont communs avec le genre *Lepidasthenia*.

SYNONYMIE.	<i>Lepidametria</i>	WEBSTER [79]. DE ST-JOSEPH [88].
	<i>Polynoe p.p.</i>	JOHNSON [97].

Genre *Lepidasthenia* MALMGREN [67].

Polynoiniens à corps long, vermiforme, à segments nombreux.

Les élytres sont insérés sur les segments 2, 4, 5, 7, 9.... 23, 26, 29, 32 et ainsi de suite, de 3 en 3 anneaux, jusqu'à l'extrémité postérieure du corps.

Le lobe céphalique porte trois antennes, disposées comme chez les *Lepidonotus*.

Les parapodes, subbirèmes, ont à la rame dorsale quelques soies seulement (il peut même n'en pas exister), ornées de séries transversales de spinules ; à la rame ventrale, les soies nombreuses sont ornées d'épines disposées en séries transversales.

SYNONYMIE.	<i>Eunolpe p.p.</i>	DE BLAINVILLE [28]. (<i>E. longissima</i> , <i>E. scolopendrina</i>).
	<i>Polynoe p.p.</i>	AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32].
		GRUBE [40, 51]. DE QUATREFAGES [65].
	<i>Halosydna p.p.</i>	BAIRD [65].
	<i>Lepidasthenia</i>	MALMGREN [67].
	<i>Polynoe p.p.</i>	GRUBE [76].
	<i>Lepidasthenia</i> , ? <i>Polynoe p.p.</i>	MAC-INTOSH [85].
	<i>Polynoe p.p.</i> , <i>Lepidasthenia</i>	CARUS [85].
	<i>Lepidasthenia</i>	DE ST-JOSEPH [88].
	<i>Polynoe p.p.</i>	JOHNSON [97].

Genre *Lepidonotus* LEACH [16] s. str.

Polynoiniens à corps court, aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres sont insérés sur les segments 2, 4, 5, 7, 9.... 23. Lorsqu'il existe des élytres supplémentaires leur mode de répartition est variable ; le plus souvent on les trouve sur les segments 26, 29, 32 et ainsi de suite de 3 en 3. Le corps est toujours recouvert jusqu'à l'extrémité postérieure.

Le lobe céphalique se prolonge latéralement en deux pointes portant les antennes paires. Le cératophore médian est logé dans l'échancrure du bord frontal.

Les parapodes ont à la rame dorsale des soies épaisses ornées de spinules disposées en séries transversales; les soies de la rame ventrale, plus fines, présentent la même ornementation.

SYNONYMIE.	<i>Aphrodita p.p.</i>	LINNÉ [1767].
	<i>Eumolpe p.p.</i>	OKEN [15].
	<i>Lepidonotus p.p.</i>	LEACH [16].
	<i>Polynoe p.p.</i>	SAVIGNY [20].
	<i>Eumolpe p.p.</i>	DE BLAINVILLE [28].
	<i>Polynoe p.p.</i>	AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32].
	<i>Lepidonote p.p.</i>	ØRSTED [43].
	<i>Polynoe p.p.</i>	GRUBE [51].
	<i>Lepidonotus, Halosydna</i>	KINBERG [55, 57].
	<i>Polynoe p.p.</i>	SCHMARDT [61].
	<i>Polynoe p.p.</i>	} DE QUATREFAGES [65].
non	<i>Lepidonotus</i>	
	<i>Lepidonotus p.p., Halosydna p.p.</i>	BAIRD [65].
	<i>Thormora</i>	BAIRD [65].
	<i>Lepidonotus, Alentia</i>	MALMGREN [66] [67].
	<i>Polynoe p.p.</i>	CLAPARÈDE [68, 70]. GRUBE [76].
	<i>Lepidonotus, Thormora</i>	HASWELL [83].
	<i>Lepidonotus, Alentia</i>	LEVINSEN [83].
	<i>Lepidonotus</i>	} MAC-INTOSH [85].
	<i>Halosydna</i>	
	<i>Polynoe p.p.</i>	} CARUS [85].
	<i>Lepidonotus</i>	
	<i>Lepidonotus, Halosydna</i>	DE ST-JOSEPH [88, 98].
	<i>Polynoe p.p.</i>	JOHNSON [97].

Genre *Macellicephala* MAC-INTOSH [85].

Polynoiens à corps court, aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres sont insérés sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, 11, 13, 15 et sur le 17^e et dernier anneau.

Le lobe céphalique porte 3 antennes; les deux latérales sont insérées sur le bord frontal, de part et d'autre d'une incisure très étroite et très profonde qui en occupe le milieu. Un gros coussinet ovoïde dont le grand axe est dirigé transversalement et qui forme la partie dorsale et postérieure de la tête donne insertion à l'antenne médiane.

Les parapodes ont à la rame dorsale un petit nombre de soies absolument lisses, épaisses, et à la rame ventrale des soies très fines présentant des traces à peine sensibles d'ornementation par des spinules.

SYNONYMIE. *Polynoe (Macellicephala)*..... MAC-INTOSH [85].

Genre *Melænis* MALMGREN [66].

Polynoiens à corps court, aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres, insérés sur les segments 2, 4, 5, 7....., 23, 26, 29, 32 recouvrent le corps jusqu'à l'extrémité postérieure.

Le lobe céphalique ressemble à celui des *Harmothoe*.

Les parapodes ont à la rame dorsale quelques soies épaisses, absolument lisses et à la rame ventrale de nombreuses soies très fines dentées en scie et, en outre, quelques soies plus épaisses, denticulées, et dont le sommet est profondément bidenté.

SYNONYMIE.	<i>Melænis</i>	MALMGREN [66, 67].
	<i>Polynoe p.p.</i>	GRUBE [76].
	<i>Melænis</i>	THÉEL [79]. LEVINSEN [83].
	<i>Harmothoe p.p.</i>	JOHNSON [97].

Genre *Nectochaeta* VON MARENZELLER [92].

Polynoiniens à corps court, aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres, insérés sur les segments 2, 4, 5, 7,, 21 recouvrent le corps jusqu'à son extrémité postérieure.

Le lobe céphalique est semblable à celui des *Lepidonotus*.

Les parapodes, subbirèmes, n'ont à la rame dorsale qu'un acicule et 1 soie. Les soies de la rame ventrale, très longues (soies natatoires), sont bidentées à l'extrémité (1).

Forme bathypélagique.

SYNONYMIE. *Nectochaeta* VON MARENZELLER [92].

Remarque. — HAECKER [94] a employé ce nom de *Nectochaeta* pour désigner un stade larvaire des Polynoiniens.

Genre *Nemidia* MALMGREN [66].

Polynoiniens à corps allongé, formé de segments nombreux.

Les élytres, insérés sur les segments 2, 4, 5, 7,, 23, 26, 29, 32 laissent à nu un certain nombre de segments postérieurs.

Le lobe céphalique porte trois antennes, disposées comme chez les *Harmothoe*.

Les parapodes ont à la rame dorsale des soies très fines, munies sur le tranchant de dents à peine visibles; les soies de la rame ventrale, beaucoup plus épaisses, présentent sur le tranchant des dents recourbées vers le haut.

SYNONYMIE. *Nemidia*, *Enipo* MALMGREN [66].
Nemidia MAC-INTOSH [71].
Polynoe p.p. GRUBE [76].
Enipo LEVINSSEN [83]. DE ST-JOSEPH [88].

Genre *Nychia* MALMGREN [66].

Polynoiniens à corps aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres, insérés sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, . . . , 23, 26, 29, 32 recouvrent le corps jusqu'à son extrémité postérieure.

Le lobe céphalique est semblable à celui des *Harmothoe*.

Les parapodes ont à la rame dorsale de nombreuses soies ornées de spinules disposées en soies transversales; les soies de la rame ventrale, plus épaisses, présentent la même ornementation.

SYNONYMIE. *Aphrodita p.p.* PALLAS [1768]: *A. cirrosa*.
 ? *Aphrodita p.p.* FABRICIUS [1780]. ? *A. punctata*.
Aphrodita p.p. MONTAGU [21]. *A. viridis*.
Polynoe p.p. JOHNSON [39]. *P. viridis*.
Lepidonote p.p. GERSTED [43 a].
Lepidonotus p.p. BAIRD [64].
Harmothoe p.p., *Lepidonotus p.p.* BAIRD [65].
Polynoe p.p. DE QUATREFAGES [65].
Nychia MALMGREN [66, 67].
Polynoe p.p. GRUBE [76].
Nychia THÉEL [79].
Nychia, *Paranychia* CZERNIAWSKI [82].
Nychia LEVINSSEN [83]. DE ST-JOSEPH [88, 98].
Harmothoe p.p. JOHNSON [97].

(1) C'est tout ce qu'en dit VON MARENZELLER, dans la courte note qu'il a consacrée à cette forme intéressante.

Genre *Polyeunoa* MAC-INTOSH [85].

Polynoiniens à corps long, vermiforme, à segments très nombreux.

Les 17 premières paires d'élytres sont groupées dans la région antérieure du corps, sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 23, 26, 29, 32, 37, 43. Les 18^e et 19^e paires sont sur les segments 56 et 58.

Le lobe céphalique porte trois antennes (1).

Les parapodes ont à la rame dorsale un petit nombre de soies épaisses, lisses, et à la rame ventrale des soies plus fines ornées de quelques séries transversales de spinules.

SYNONYMIE. *Polyeunoa*..... MAC-INTOSH [85].
Polyeunoa ?..... DE ST-JOSEPH [88].

Genre *Polynoe* SAVIGNY [20] s. str. KINBERG [55].

Polynoiniens à corps long, vermiforme, à segments très nombreux.

Les élytres, insérés sur les segments 2, 4, 5, 7... 23, 26, 29, 32 laissent à nu un grand nombre d'anneaux postérieurs.

Le lobe céphalique porte trois antennes; le cératophore médian est logé dans l'échancrure du bord frontal; les antennes latérales naissent ventralement.

Les parapodes ont à la rame dorsale des soies très fines, ornées de spinules très délicates disposées en séries transversales; à la rame ventrale les soies, plus épaisses, très polymorphes, sont cependant toujours ornées d'épines bien développées qui peuvent n'exister que sur l'un des bords, ou sur les deux.

SYNONYMIE. *Polynoe p.p.*..... SAVIGNY [20]. AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32]. GRUBE [51].
Polynoe..... KINBERG [55, 57].
Polynoe p.p...... SCHMARDT [61].
Lepidonotus p.p...... {
non *Polynoe*..... DE QUATREFAGES [65].
Polynoe..... MALMGREN [66, 67].
Polynoe p.p...... GRUBE [76]. THÉEL [79].
Polynoe, Parapolyne..... CZERNIAWSKI [82].
Polynoe..... LEVINSSEN [83].
Polynoe p.p...... MAC-INTOSH [85]. CARUS [85].
Polynoe..... DE ST-JOSEPH [88].
Polynoe p.p...... JOHNSON [97].

Genre *Polynoella* MAC-INTOSH [85].

Polynoiniens à corps court, aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres, insérés sur les segments 2, 4, 5, 7, 9... 23 recouvrent le corps jusqu'à son extrémité postérieure.

La tête, nettement divisée en deux lobes arrondis par un sillon médian, donne insertion dans l'échancrure du bord frontal au cératophore médian. Les deux antennes latérales naissent ventralement.

Les parapodes sont unirèmes, la rame dorsale n'étant représentée que par un petit mamelon saillant, sans acicule ni soies. A la rame ventrale il existe, outre l'acicule, une ou deux soies lisses.

SYNONYMIE *Polynoella*..... MAC-INTOSH [85].
Polynoella ?..... DE ST-JOSEPH [88].

(1) MAC-INTOSH [85] n'indique pas leur disposition.

Genre *Robertianella* MAC-INTOSH [85].

Polynoiniens à corps court, aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres, insérés sur les segments 2, 4, 5.... 23, 26 recouvrent le corps jusqu'à l'extrémité postérieure.

Le lobe céphalique, divisé en deux masses ovoïdes par un sillon médian, donne insertion dans l'échancrure du bord frontal au cératophore de l'antenne impaire. Les deux antennes latérales naissent ventralement.

Les parapodes ont à la rame dorsale des soies sans épines, simplement striées dans les deux sens, longitudinal et transversal. Les soies ventrales ne présentent de stries que longitudinalement et sont ornées au-dessous du sommet arrondi de rangées transversales d'épines très délicates.

SYNONYMIE. *Polynoe* (*Robertianella*)..... MAC-INTOSH [85].

Tribu SIGALIONINÆ.

Aphroditien à corps vermiforme, plus ou moins long, cylindrique.

Les élytres sont insérés sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 23 et sur tous ceux qui suivent le 23^e; parfois cependant les 13^e et 14^e paires s'insèrent sur les segments 25 et 27, et les suivantes sur tous les segments, à partir du 28^e.

Le lobe céphalique porte des yeux sessiles, une à trois antennes et deux palpes.

Le premier segment somatique est en général orné de soies nombreuses.

Les parapodes, birèmes, ont à la rame dorsale des soies simples, à la rame ventrale des soies simples et des soies composées, ou ces dernières seulement. Les cirres ventraux sont souvent pourvus d'un véritable cirrophore.

Sur l'élytrophore, ou sur le tubercule qui lui est homologue peut s'insérer un appendice cylindrique jouant le rôle de branchie lymphatique.

La trompe, couronnée d'un cercle de papilles, est toujours armée de quatre mâchoires cornées.

SYNONYMIE. *Tribu* Aphrodisiens vermiformes *p.p.* AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32].
Familles Sigalionina et Pholoina..... KINBERG [55, 57]. MALMGREN [66].
Famille Sigalionidæ..... MALMGREN [67]. BAIRD [69].
 » Pholoididæ *p.p.*..... BAIRD [69]. (excl. *Gastrolepidia*).
Tribu Sigalionides..... CLAPARÈDE [68, 70].
 » Sigalionina *p.p.*..... GRUBE [75, 78]. (excl. *Eulepis*).
Famille Sigalionidæ..... LEVINSEN [83].
 » Sigalionidæ *p.p.*..... HASWELL [83]. (excl. *Thalenessa*).
 » Sigalionidæ..... MAC-INTOSH [85].
Tribu Sigalionina..... CARUS [85]. DE ST-JOSEPH [88, 98].
Famille Sigalionidæ *p.p.*..... JOHNSON [97]. (excl. *Peisidice*).

Genre *Eupholoe* MAC-INTOSH [85].

Sigalioniens à corps court, formé de segments peu nombreux.

Le lobe céphalique porte une antenne, naissant du bord frontal.

Le premier segment somatique est pourvu de soies.

Il existe des branchies rudimentaires.

SYNONYMIE. *Eupholoe*..... MAC-INTOSH [85].

Genre *Euthalenessa nomen mutatum*.

Sigalioniens à corps long, formé de segments nombreux.

Le lobe céphalique porte trois antennes insérées sur le bord frontal.

Le premier segment somatique est pourvu de soies.

Il existe des branchies bien développées.

SYNONYMIE.	<i>Thalenessa</i>	BAIRD char. em....	MAC-INTOSH [85].
	non <i>Thalenessa</i>	BAIRD [69].	(V. <i>Sigalion</i>).
	non <i>Thalenessa</i>	HASWELL [83].	(V. <i>Haswellia</i>).

Genre *Leanira* KINBERG [55].

Sigalioniens à corps allongé, formé de segments nombreux.

Le lobe céphalique porte trois antennes dont les deux latérales sont soudées aux parapodes du premier segment somatique. L'antenne médiane a un cératophore implanté sur la face dorsale de la tête, sans cténidies.

Le premier segment est pourvu de soies.

Il existe des branchies bien développées.

SYNONYMIE. *Leanira*..... KINBERG [55, 57].
Sthenelais p.p. . SCHMARDA [61].
Sigalion p.p. EHLERS [64].
Psammolyce p.p. DE QUATREFAGES [65].
non *Leanira*..... MALMGREN [66, 67]. *L. tetragona* et *L. Yhleni* sont des *Sthenelais*.
? *Sthenelais* p.p. . CLAPARÈDE [68]. ? *Sth. dendrolepis*.
Leanira..... BAIRD [69]. GRUBE [76] [78].
Eusthenelais..... MAC-INTOSH [76 b].
non *Leanira*..... LEVINSEN [83].
Leanira p.p. MAC-INTOSH [85]. [Les 4 espèces nouvelles sont des *Sthenelais*].
non *Leanira*..... CARUS [85]. *L. tetragona* et *L. Yhleni*.
? *Sthenelais* p.p. . CARUS [85]. ? *Sthenelais dendrolepis*.

Genre *Pholoe* JOHNSTON [39].

Sigalioniens à corps court, formé de segments peu nombreux.

Le lobe céphalique porte une antenne, insérée sur le bord frontal.

Le 1^{er} segment somatique est dépourvu de soies.

Il n'existe pas de branchies.

SYNONYMIE.	<i>Aphrodita</i> p.p. .	O. F. MÜLLER [1776].	FABRICIUS [1780].
	<i>Palmyra</i>	JOHNSTON.	
	<i>Polynoe</i> p.p.	SAVIGNY [20].	
	<i>Eumolpe</i> p.p.	DE BLAINVILLE [28].	
	<i>Polynoe</i> p.p.	AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32].	<i>P. minuta</i> .
	<i>Pholoe</i>	JOHNSTON [39].	GRUBE [51]. KINBERG [55, 57].
	<i>Pholoe</i>	SCHMARDA [61].	DE QUATREFAGES [65]. MALMGREN [66, 67].
	<i>Pholoe</i>	CLAPARÈDE [68].	BAIRD [69]. GRUBE [75].
	non <i>Pholoe</i>	PANCERI [75].	<i>Ph. brevicornis</i> = <i>Hermadon pellucidum</i> . EHI.
	<i>Pholoe</i>	LEVINSEN [83].	
	<i>Pholoe</i> p.p.	CARUS [85].	(excl. <i>Ph. brevicornis</i> PANCERI).
	<i>Pholoe</i>	DE ST-JOSEPH [88, 98].	
	<i>Pholoides</i>	PRUVOT [95].	<i>Ph. dorsipapillata</i> VON MARENZ [93].

Genre *Psammolyce* KINBERG [55].

Sigalioniens à corps long, formé de segments nombreux.

Le lobe céphalique porte trois antennes dont les deux latérales sont soudées aux parapodes du 1^{er} segment somatique. Le bord frontal donne insertion à l'antenne impaire. Le 1^{er} segment est pourvu de soies.

Il existe des branchies bien développées.

Les élytres et la partie du dos qu'ils laissent à découvert sont incrustés de grains de sable ou de débris de coquilles, solidement fixés sur des papilles adhésives.

SYNONYMIE. *Sigalion p.p.* AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32]. GRUBE [51].
Psammolyce KINBERG [55, 57].
Sthenelais p.p. SCHMARDTA [61].
Psammolyce p.p. DE QUATREFAGES [65] (excl. *Psamm. Quatreagesi*).
Psammolyce, ? *Lepidopleurus* CLAPARÈDE [68].
Psammolyce BAIRD [69]. GRUBE [75]. MAC-INTOSH [85].
Psammolyce, ? *Lepidopleurus* CARUS [85].

Genre **Sigalion** AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32] s. str. KINBERG [55].

Sigalioniens à corps allongé, formé de segments nombreux.

Le lobe céphalique porte deux antennes.

Le 1^{er} segment somatique est pourvu de soies.

Les branchies sont bien développées.

SYNONYMIE. *Sigalion p.p.* AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32].
 non *Sigalion* H. MILNE-EDWARDS (*Règne animal illustré* 1836-1841).
Sigalion p.p. GRUBE [51].
Sigalion KINBERG [55, 57]. SCHMARDTA [61].
Sigalion p.p. EHLERS [64]. DE QUATREFAGES [65]. MALMGREN [66, 67].
Sigalion CLAPARÈDE [68, 70].
Thalenessa BAIRD [69].
Sigalion GRUBE [75]. MAC-INTOSH [85]. CARUS [85]. DE ST-JOSEPH [88, 95, 98]

Genre **Sthenelais** KINBERG [55].

Sigalioniens à corps allongé, formé de segments nombreux.

Le lobe céphalique porte trois antennes dont les deux latérales sont soudées aux parapodes du 1^{er} segment somatique. L'antenne impaire est portée sur un cératophore inséré dorsalement et orné d'une paire d'organes vibratiles (*antennes latérales* KINBERG, *cténidies antennales* PRUVOT et RACOVITZA).

Le 1^{er} segment somatique est pourvu de soies.

Les branchies sont bien développées.

SYNONYMIE. *Sigalion p.p.* H. MILNE-EDWARDS (*Règne animal illustré* 1836-1841). GRUBE [51].
Sthenelais KINBERG [55, 57].
Sthenelais p.p. } SCHMARDTA [61].
Conconia }
Sigalion p.p. EHLERS [64].
Sthenelais DE QUATREFAGES [65].
Sigalion p.p., Leanira MALMGREN [66, 67].
Sthenelais (? *p.p.*).. CLAPARÈDE [68].
Sigalion, Conconia.. BAIRD [69].
Sthenelais, Conconia. GRUBE [75].
Sthenelais, Leanira pp LEVINSSEN [83]. MAC-INTOSH [85]. CARUS [85].
Sthenelais DE ST-JOSEPH [88, 98]. PRUVOT et RACOVITZA [95].
Sthenelais (sic)..... PRUVOT [95].

Tribu EULEPIDINÆ.

Aphroditien à corps court, aplati, formé de segments peu nombreux.

Les élytres sont distribués comme chez les Sigalioniens.

Le lobe céphalique porte trois antennes et deux palpes.

Les parapodes, birèmes, n'ont que des soies simples.

SYNONYMIE. Tribu *Sigalionina p.p.* GRUBE [75].
 Famille *Polynoidæ p.p.* MAC-INTOSH [85].

Genre *Eulepis* GRUBE [75].

Eulepidiens présentant la répartition normale des élytres antérieurs sur les segments 2, 4, 5, 7, 9....., 19, 21, 23.

SYNONYMIE. *Eulepis*..... GRUBE [75, 78].
non *Eulepis*..... MAC-INTOSH [85].

Genre *Pareulepis* nov.

Eulepidiens à élytres antérieurs insérés sur les segments 2, 3, 4, 6, 8.... 18, 20, 23.

Typus sit Eulepis Wyvillei MAC-INTOSH (85).

SYNONYMIE. *Eulepis*..... MAC-INTOSH [85].

Tribu PEISIDICINÆ.

Aphroditiens à corps vermiforme constitué par des segments plus ou moins nombreux.

Les élytres sont insérés sur les segments 2, 4, 5, 7 et, au delà, sur tous les anneaux du rang impair.

Le lobe céphalique porte une antenne et deux palpes.

Les parapodes, birèmes, ont des soies simples à la rame dorsale et des soies composées à la rame ventrale.

La trompe est armée de quatre mâchoires cornées.

SYNONYMIE. Famille. Sigalionidæ p.p..... HASWELL [83]. JOHNSON [97].

Genre *Peisidice* JOHNSON [97].

Peisidiciens à corps court, formé de segments peu nombreux.

Le 1^{er} segment somatique n'a qu'une seule paire de cirres tentaculaires.

La rame dorsale des parapodes est toujours dépourvue de cirres.

Les élytres et les parties du corps qu'ils laissent à découvert sont incrustés de grains de sable.

SYNONYMIE. *Peisidice*..... JOHNSON [97].

Genre *Haswellia* nov.

Peisidiciens à corps allongé, formé de segments nombreux (plus de 70).

Le 1^{er} segment somatique porte deux paires de cirres tentaculaires.

La rame dorsale du parapode porte un cirre, dans les anneaux dépourvus d'élytres.

Typus sit Thalenessa microceras HASWELL [83].

SYNONYMIE. *Thalenessa*,..... HASWELL [83].
non *Thalenessa*,..... BAIRD [69]. (V. *Sigalion*).
non *Thalenessa*,..... MAC-INTOSH [85]. (V. *Euthalenessa*).

Tribu ACOETINÆ.

Aphroditiens à corps long, un peu aplati dorso-ventralement, formé de segments nombreux.

Les élytres sont insérés sur les segments 2, 4, 5 et sur tous les segments de rang impair qui suivent.

Le lobe céphalique porte des yeux en général longuement pédunculés, deux ou trois antennes et deux palpes.

Les soies sont toutes simples.

La trompe est couronnée d'un cercle de papilles; les deux papilles médianes, supérieure et inférieure, sont plus longues que les autres; il existe toujours quatre mâchoires cornées.

SYNONYMIE.	<i>Tribus</i>	{ Aphrodisiens ordinaires <i>p.p.</i> ... {	AUDOUIN et MILNE-EDWARDS [32].
		{ Aphrodisiens vermiformes <i>p.p.</i> ... {	
	<i>Famille</i>	Acoëtea.....	KINBERG [55, 57]. MALMGREN [66].
	"	Acoëtidae.....	MALMGREN [67].
	<i>Tribu</i>	Acoëtides.....	CLAPARÈDE [68].
	<i>Famille</i>	Acoëtidae.....	BAIRD [69].
	<i>Tribu</i>	Acoëtea.....	GRUBE [75, 76].
	<i>Famille</i>	Acoëtidae.....	LEVINSEN [83]. MAC-INTOSH [85].
	<i>Tribu</i>	Acoëtea.....	CARUS [85].

Genre *Polyodontes* RENIERI.

Acoëtien à deux antennes, pourvu d'yeux pédunculés.

SYNONYMIE.	<i>Phyllodoce</i>	RANZANI.
	<i>Eumolpe p.p.</i>	OKEN.
	<i>Polyodontes</i>	RENIERI.
	<i>Phyllodoce</i>	DE BLAINVILLE [28].
	<i>Polyodontes</i>	AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32].
	<i>Sigalion</i>	COSTA [41]. (<i>S. Blainvilliei</i>).
	<i>Polyodontes</i>	GRUBE [51].
	<i>Polyodontes p.p.</i>	GRUBE [55]. (excl. <i>P. Plecti</i>).
	<i>Polyodontes, Sigalion p.p.</i>	DE QUATREFAGES [65].
	<i>Polyodontes</i>	CLAPARÈDE [68]. BAIRD [69]. GRUBE [76]. CARUS
	<i>Polyodontes p.p.</i>	{
	<i>Eupolyodontes p.p.</i>	{ BUCHANAN [94].
	<i>Polyodontes</i>	PRUVOT et RACOVITZA [95]. FAUVEL [97 b].
non	<i>Polyodontes</i>	R. ST-LOUP [89, 96].
non	<i>Polyodontes</i>	BUCHANAN [94, Pl. 27, fig. 9].

Genre *Acoêtes* AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32].

Acoëtien à trois antennes, pourvu d'yeux pédunculés.

SYNONYMIE.	<i>Acoêtes</i>	AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [38]. GRUBE [51].
	<i>Polyodontes p.p.</i>	GRUBE [55]. (<i>Non P. Plecti</i>).
	<i>Acoêtes, Panthalis, Eupompe</i>	KINBERG [55, 57]. DE QUATREFAGES [65]. BAIRD [69].
	<i>Acoêtes, Panthalis, Eupompe</i>	GRUBE [76]. MAC-INTOSH.
	<i>Polyodontes p.p., Eupolyodontes p.p.</i>	BUCHANAN [94].
	<i>Acoêtes, Panthalis</i>	PRUVOT et RACOVITZA [95].
	<i>Acoêtes, Panthalis</i>	{
	<i>Eupompe, Eupolyodontes</i>	{ FAUVEL [97 b].

Genre *Eupanthalis* MAC-INTOSH [76 b].

Acoëtien à trois antennes, à yeux sessiles.

SYNONYMIE.	<i>Eupanthalis</i>	MAC-INTOSH [76 b].
	<i>Euarche</i>	EHLERS [87].
	<i>Eupanthalis</i>	BUCHANAN [94].
	<i>Eupanthalis, Euarche</i>	PRUVOT et RACOVITZA [95]. FAUVEL [97 b].

Tribu POLYLEPIDINÆ.

Aphroditiens à corps long, cylindrique, formé de segments nombreux.

Tous les segments portent une paire d'élytres.

Le lobe céphalique porte une antenne et deux palpes.

Les parapodes ont des soies composées à la rame ventrale.

La trompe est armée de quatre mâchoires.

SYNONYMIE. Tribu Polylepides..... CLAPARÈDE [70].
 " Polylepidea GRUBE [75, 76].

Genre *Pelogenia* SCHMARDT [61].

Polylepidiens pourvus de ventouses (*pedes suctorii* SCHMARDT) sur les faces ventrale et dorsale des parapodes. Les soies sont toutes composées, aussi bien celles de la rame dorsale que celles de la rame ventrale.

SYNONYMIE. *Pelogenia* SCHMARDT [61]. CLAPARÈDE [70]. GRUBE [76].

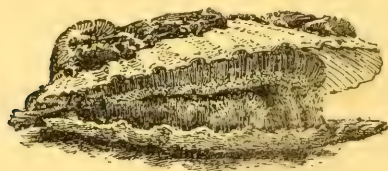
Genre *Lepidopleurus* (1) CLAPARÈDE [70].

Polylepidiens pourvus de soies simples à la rame dorsale et de soies composées à la rame ventrale. Pas de ventouses sur les parapodes.

SYNONYMIE. *Lepidopleurus*..... CLAPARÈDE [70]. GRUBE [76]. CARUS [85].
Psammolyce (*Lepidopleurus*)..... PRUVOT [95].

(1) Ainsi que je l'ai déjà fait remarquer, il conviendrait de changer ce nom générique en celui de *Polylepis*, déjà employé par GRUBE.

Je rappelle également qu'il paraît probable, d'après GRUBE [76, 78] et PRUVOT [95] que ce genre doit disparaître et que l'unique espèce connue *L. inclusus* CLPD. rentre dans le genre *Psammolyce* (Sigalioniens).



Chapitre IV.

ESPÈCES NOUVELLES

Je crois devoir donner ici la liste des espèces que j'ai eues sous les yeux et que j'ai étudiées. Comme je l'ai dit déjà, trois seulement des tribus dont les limites ont été précisées dans le chapitre précédent se trouvent représentées dans cette liste. Et, dans la tribu des Polynoiniens, je n'ai pu, à mon vif regret, étudier aucun type de ce que j'ai appelé les séries A, B et D.

J'indique pour chaque espèce les localités où j'ai pu me la procurer.

Aphrodite aculeata L..... Cette. Wimereux. Trieste.

Hermione hystrix SAV..... Trieste.

Pontogenia chrysocoma CLPD..... Cette. Tamaris.

Lepidonotus squamatus L..... Wimereux. Plymouth.

Lepidonotus clava MONT..... Cette. Wimereux. Trieste.

Harmothoe impar JOHNST..... Cette. Wimereux.

Harmothoe areolata GR..... Naples. Trieste.

Harmothoe torquata CLPD... Cette.

Lagisca extenuata GR..... Cette. Wimereux.

Lagisca rarispina SARS..... Wimereux.

Lagisca propinqua MGRN..... Wimereux.

Hermadion pellucidum EHL..... Cette. Naples.

Hermadion Sabatieri n. sp..... Cette.

Acholoe astericola DELLE CHIAJE..... Cette. Naples. Royan.

Sigalion squamatum DELLE CHIAJE.. Naples.

Sigalion Mathildæ AUD. et H. M. EDW. Boulogne-sur-Mer. Naples.

Sthenelais Idunæ RATHKE..... Wimereux. Plymouth.

Sthenelais fuliginosa CLPD..... Trieste.

Sthenelais limicola EHL..... Naples.

Sthenelais sp..... Naples.

Leanira Giardi n. sp..... Naples.

Psammolyce arenosa DELLE CHIAJE.. Cette.

Pholoe minuta FAB..... Wimereux.

Pholoe synophthalmica CLPD..... Cette.

Je donne ici la description des deux espèces nouvelles que comprend la liste qui précède et quelques remarques sur certaines formes déjà connues.

Hermadion Sabatieri, n. sp.

Je n'ai trouvé de cette espèce qu'un seul exemplaire que n'avait évidemment pas atteint son entier développement ; bien que parfaitement intact, il ne présentait en effet que 14 paires d'élytres, recouvrant le corps jusqu'à son extrémité postérieure. Comme il est néanmoins certain que l'espèce nouvelle doit rentrer dans le genre *Hermadion*, l'on voit que le spécimen qui a servi de base à la description suivante avait encore à acquérir une dizaine d'anneaux au moins.

Le corps, aplati dorso-ventralement, mesure $18 \frac{m}{m}$ de longueur ; sa plus grande largeur est de $4 \frac{m}{m}$ sans les soies ; l'extrémité postérieure est effilée, ainsi que cela a lieu chez tous les *Hermadion* connus. Quatorze paires d'élytres sont insérées sur les segments 2, 4, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 23, 26, 29 ; après le dernier segment élytrigère on compte encore deux anneaux, entièrement recouverts par les élytres, ainsi d'ailleurs que le pygidium, lequel est orné de deux urites ; les anneaux dépourvus d'élytres portent chacun une paire de cirres dorsaux très longs.

Le lobe céphalique rappelle d'assez près celui d'*Hermadion pellucidum* EHL., forme évidemment très voisine de celle-ci, quoique bien distincte ; il porte trois antennes colorées en brun-violet et deux palpes incolores ; l'antenne médiane, longue, ornée de très petites papilles tactiles cylindriques présente en dessous de la partie terminale effilée assez longue un renflement ovoïde, d'ailleurs peu marqué, dans lequel on aperçoit par transparence un ganglion sensitif ; le cératophore médian s'insère dans l'échancrure du bord frontal de la tête ; les antennes latérales, implantées sur des cératophores qui naissent à la face ventrale du lobe céphalique ont la même forme que l'antenne impaire mais sont beaucoup plus grêles et plus courtes aussi, puisque leur pointe atteint à peine la base du renflement de celle-ci ; les palpes, lisses, coniques, dépassent un peu, en avant, la pointe des antennes latérales. Quatre yeux noirs, arrondis, sont disposés au sommet d'un trapèze, ceux

de la paire antérieure étant un peu plus écartés l'un de l'autre que ceux de la paire postérieure.

Le premier segment somatique, réduit sur la face dorsale à une bande très étroite, porte de chaque côté deux cirres tentaculaires ; ces appendices dont la forme rappelle absolument celle des antennes, sont un peu plus développés que les antennes paires.

Sur les autres segments dépourvus d'élytres, les cirres dorsaux, colorés en brun violet, sont plus longs que l'antenne médiane, dont ils ont la forme.

La taille des élytres varie suivant la région du corps que l'on considère, ils sont toujours assez développés pour que ceux qui sont situés d'un même côté du corps soient largement imbriqués, chacun d'eux recouvrant la région antérieure du suivant ; mais sur les 10 premiers segments, la ligne médiane dorsale est à nu ; les élytres de la 6^e paire, insérés sur le 11^e anneau arrivent à se toucher par leurs bords internes ; au delà du 12^e segment le dos est entièrement recouvert.

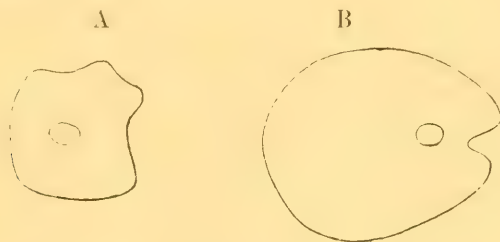


FIG. 23. — *Hermadion Sabatieri* n. sp.

A. Contour de l'élytre droit de la 1^{re} paire.

B. Contour de l'élytre droit de la 7^e paire.

Sur le deuxième segment, les élytres de la première paire présentent la forme caractéristique qui a été représentée fig. 23A ; les élytres des paires suivantes sont réniformes, leur bord concave étant tourné vers la partie postérieure du corps ; à partir de la 5^e paire, chacun des élytres, de forme ovale, présente à son bord externe une profonde échancrure (fig. 23B) et, tandis que dans les élytres antérieurs l'attache élytraire occupe une position à peu près centrale, elle est ici reportée dans la région périphérique externe.

Tous les élytres, quelle que soit leur forme, sont incolores et transparents, ornés sur le bord d'un mince trait brun-violet qui accuse le contour de l'organe ; toute la surface de l'élytre, exception

faite pour la région recouverte par le précédent, est parsemée de petits tubercules en forme de massue ; de semblables tubercules se trouvent sur les bords externe et postérieur.

Sur tous les segments, une bande brun-violet marque le milieu de la longueur de l'anneau à la face dorsale et se prolonge sur l'élytrophore ou le tubercule dorsal ; le cirrophore présente aussi une pigmentation brun-violet. Tout le reste du corps est entièrement incolore et transparent, en sorte que l'on voit admirablement battre les cils péritonéaux, dont le jeu fait tourbillonner les amibocytes au sein du liquide de la cavité générale ; l'on peut voir aussi les contractions du vaisseau dorsal et les mouvements des cœcums, qui apparaissent dans le 10^e segment seulement, après la trompe. Le sillon médian de la face ventrale est bien indiqué ; on aperçoit par transparence le système nerveux coloré en rouge ; sur chaque segment, à partir du 6^e, on voit dans la région tout à fait postérieure de l'anneau, à la base de chacun des parapodes, un petit mamelon arrondi, la papille néphridienne. Assez réduite aux segments 6, 7, 8, cette papille acquiert au 9^e anneau sa taille et sa forme définitives.

Les parapodes sont formés chacun de deux rames, implantées sur une base commune ; la rame dorsale, assez réduite, porte un faisceau de 15 à 20 soies épaisses, dentées en scie, rappelant beaucoup celles de l'*Hermadion pellucidum* EHL. ; à la rame ventrale, on trouve la même forme de soies que CLAPARÈDE [68] et GIARD [86] ont signalée chez ce même *H. pellucidum* = *H. fragile* CLPD) et chez *H. echini* GD. Ces soies ressemblent à des soies composées dont les deux parties se seraient soudées par ankylose ; la partie située au-dessous de la pseudo-articulation est lisse ; plus haut, et jusqu'à la pointe nettement bifide, le tranchant est orné d'épines assez fortes disposées en séries transversales.

J'ai déjà décrit plus haut les cirres dorsaux et indiqué leur répartition ; chaque parapode porte un cirre ventral court, conique ; il n'y a d'exception que pour le second segment où le cirre ventral est allongé et dirigé vers l'avant.

La forme des soies, dans les deux rames, permet de rapprocher l'espèce nouvelle de l'*H. pellucidum* EHL. et de l'*H. echini* GD. L'étude des lobes céphaliques montre que c'est avec le premier que l'*H. Sabatieri* a la parenté la plus étroite. Mais la forme des élytres suffirait à faire distinguer les deux espèces ; en outre, CLAPARÈDE

[68] a noté que chez l'*H. pellucidum* les élytres antérieurs viennent presque au contact sur la ligne médiane dorsale, tandis que le dos est largement découvert dans la région moyenne du corps; nous avons signalé la disposition précisément inverse chez l'*H. Sabatieri*; de plus, celui-ci présente encore ce caractère distinctif d'avoir les élytres bordés d'un trait pigmenté.

Le seul exemplaire que j'aie eu a été pris à Cette sur le test d'un *Strongylocentrotus lividus* qui présentait la même coloration brun-violet que nous ont montrée toutes les parties pigmentées de l'animal.

Je dédie cette espèce à M. le professeur SABATIER, fondateur de la Station Zoologique de Cette, et suis heureux de pouvoir ainsi donner à mon excellent maître un témoignage de ma profonde reconnaissance et de ma respectueuse affection.

Leanira Giardi n. sp.

Désireux d'augmenter autant que possible le nombre des formes que j'étudiais, je m'adressai, au début de mes recherches, à la Station Zoologique de Naples pour me procurer certains types que je ne trouvais pas à Cette. Sur ma demande, un premier envoi me fut fait qui contenait entre autres, un Sigalionien déterminé *Sthenelais dendrolepis* CLPD. Je fus fort étonné de constater que les élytres de cet Aphroditien ne s'entrecroisaient pas sur la ligne médiane dorsale; on sait, en effet, combien CLAPARÈDE accordait d'importance à ce caractère des élytres entrecroisés ou non (voir à ce sujet ce qu'il dit du genre *Hermadion*); il n'eut donc pas manqué de signaler, s'il l'avait observé, ce fait que, chez certains exemplaires de *Sth. dendrolepis* le dos peut être laissé à nu par les élytres. Je fus conduit, par cette remarque, à vérifier la détermination des échantillons qui m'avaient été adressés et je reconnus ainsi que tous ceux qui étaient étiquetés *Sth. dendrolepis* CLPD. appartiennent en réalité à l'espèce nouvelle que je désigne sous le nom de *Leanira Giardi*, en l'honneur du savant maître dont les précieux conseils et les encouragements affectueux m'ont toujours été d'un si grand secours.

Depuis lors, j'ai demandé de nouveau, à plusieurs reprises, des *Sthen. dendrolepis* CLPD. à la Station Zoologique de Naples. Aucun des spécimens qui m'ont été envoyés sous ce nom ne pouvait être rapporté à l'espèce de CLAPARÈDE, et je dois constater en outre que dans un envoi de neuf échantillons préparés pour l'étude histologique

j'ai trouvé sous la même étiquette deux espèces pourtant bien distinctes, *Leanira Giardi* et *Sth. limicola* EHL. (= *Sth. leiolepis* CLPD). L'on m'adressait en même temps des spécimens de collection, qui ont servi de base à la description suivante.

Leanira Giardi est un grand Sigalionien qui peut atteindre 20 cent. de longueur, sur une largeur de 8 mill. environ, comptée entre les bords externes des deux élytres d'une même paire, au point où le corps est le plus large. Cette largeur maxima se trouve d'ailleurs atteinte dans la région antérieure du corps, vers la fin du premier quart. A partir de là, le diamètre transversal diminue très graduellement jusqu'à la région postérieure. Vers l'avant, il y a aussi diminution progressive du diamètre du corps, mais beaucoup moins marquée, à peine sensible.

Le soma est constitué par des anneaux très nombreux qui tous sont pourvus d'une paire d'élytres, à l'exception des 1^{er}, 3^e, 6^e, 8^e, 10^e, 12^e, 14^e, 16^e, 18^e, 20^e, 22^e, 24^e et 26^e. A peine teintés de jaune avec un tache rougeâtre au bord interne, ces appendices laissent à nu la ligne médiane dorsale dans la plus grande partie du corps : sur un échantillon de 20 cent. de longueur, c'est à peine si sur une longueur de 1 cent. en avant du pygidium les anneaux sont tout entiers cachés ; sur un autre spécimen un peu moins long (16 cent.) le dernier huitième du corps, environ, est composé de segments complètement recouverts par les élytres. La partie laissée à découvert par les élytres est très large dans la région antérieure, immédiatement en arrière de la tête ; à partir du 18^e ou 20^e anneau elle diminue graduellement, jusqu'à disparaître, ainsi que nous l'avons vu.

Le corps, de teinte générale blanche est marqué sur le dos, là où les élytres en laissent la plus grande partie à découvert, de larges taches d'un jaune pâle, allongées transversalement et dont la disposition varie avec les échantillons examinés. L'une de ces taches, dont la teinte est plus accusée, existe toujours ; elle est située vers le 15^e anneau ; son bord antérieur, rectiligne, est souligné d'un trait rougeâtre fort net, faisant un peu retour sur les côtés. En avant de celle-ci, il existe toujours 3 ou 4 bandes plus claires ; en arrière, ou bien le corps est dépourvu de toute pigmentation, ou bien l'on peut observer d'autres bandes, dont la teinte, d'abord plus foncée que celle des bandes tout à fait antérieures, mais moins sombre néanmoins que celle de la large raie du 15^e anneau, pâlit graduellement, mesure que l'on considère des régions plus éloignées de l'extré-

mité antérieure ; en même temps, la largeur de la partie colorée diminue rapidement.

A la face ventrale, on observe, à partir du 6^e segment, un sillon médian au fond duquel on aperçoit par transparence la chaîne nerveuse : très marqué dans la région antérieure, ce sillon s'atténue rapidement vers l'arrière et finit par disparaître, à peu près au point où le ventricule vient se terminer dans l'intestin.

Le pygidium est orné de deux urites, assez longs et très-minces, filiformes.

Le lobe céphalique est, comme d'ordinaire chez les Sigalioniens, enfoncé comme un coin à la partie antérieure du soma dont les premiers anneaux ont, de ce fait, subi des déformations assez considérables.

Etroitement soudée au premier segment somatique et à ses parapodes sur ses faces ventrale et latérale, la tête paraît venir, en arrière, au contact du deuxième anneau somatique ; de forme générale arrondie, elle porte, ainsi que chez tous les autres *Leanira*, trois antennes et deux palpes. L'antenne médiane, implantée sur un céraphophore qui prend naissance à la face dorsale du lobe céphalique, est courte et épaisse (fig. 24) ; les antennes latérales, à peine plus longues, et un peu plus grêles, naissent sur le bord frontal ; dès leur origine elles se soudent aux parapodes du 1^{er} segment ; beaucoup plus courtes que ces parapodes, elles s'en détachent cependant dans leur région tout à fait

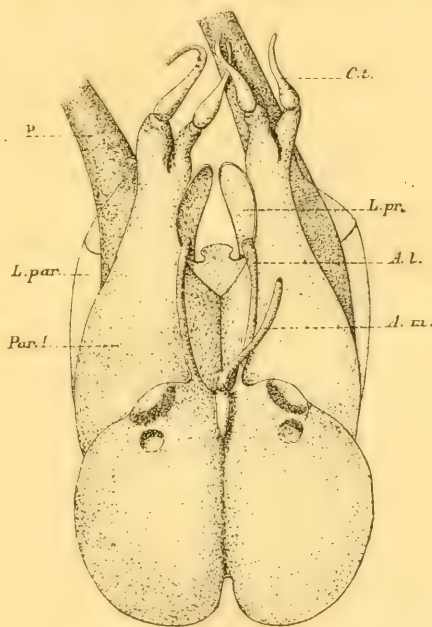


FIG. 24. — *Leanira Giardi* n. sp. Lobe céphalique et premier segment somatique ; face dorsale.

terminale; mais il ne saurait être question ici de dire qu'elles simulent un troisième cirre tentaculaire; on peut d'ailleurs les suivre depuis leur origine jusqu'à leur pointe.

Les palpes sont excessivement longs; épais à leur base, ils diminuent graduellement de diamètre jusqu'à leur extrémité.

Outre les deux séries d'appendices dont nous venons de parler, le lobe céphalique de *Leanira Giardi* porte quatre yeux arrondis, situés dans la région tout à fait antérieure, à la face dorsale; les deux yeux de la première paire, plus gros, ont leur axe dirigé vers l'avant et un peu obliquement; ceux de la seconde paire regardent vers l'arrière et les côtés.

Le premier segment somatique a été modifié assez profondément; sur le dessin que je donne de la région tout à fait antérieure (fig. 24), on aperçoit en avant quatre cirres tentaculaires épais et courts, portés par les deux parapodes dont les parties basilaires se sont rapprochées et soudées sur la ligne médiane.

Comme d'habitude chez les Aphroditiens, le corps même du premier anneau a formé au-dessous de la tête une plaque sous-céphalique dont on n'aperçoit que la région tout à fait antérieure, entre les bases rapprochées des deux parapodes, où l'on peut constater l'existence d'un petit tubercule arrondi, placé sur la ligne médiane; latéralement, la plaque sous-céphalique forme deux expansions lamelleuses, les lamelles prébuccales (cuillerons céphaliques), qui se soudent aux parapodes. La ligne de soudure partage chacun de ces organes en deux parties, l'une supérieure que PRUYOT et RACOVITZA [95], désignent plus spécialement sous le nom de cuilleron céphalique, l'autre inférieure, qu'ils appellent le manchon basilaire du palpe. En réalité, le palpe naissant à la face ventrale du lobe céphalique, son origine est cachée par la plaque sous-céphalique; et lorsqu'il émerge du fourreau basilaire du palpe, il se trouve encore enfermé dans une gouttière renversée dont le fond est constitué par la paroi ventrale du parapode, la paroi interne (celle qui est le plus rapprochée de l'axe du corps) par le manchon basilaire (*sensu* PRUYOT et RACOVITZA) et la paroi externe par une lame en cornet incomplet qui s'est développée au bord du parapode, la lamelle parapodiale.

La figure d'ensemble du lobe céphalique et du premier anneau (fig. 24) et les dessins de coupes prises à différents niveaux (fig. 25)

rendent un compte suffisant de ces dispositions et permettent en outre de reconnaître l'existence de cténidies.

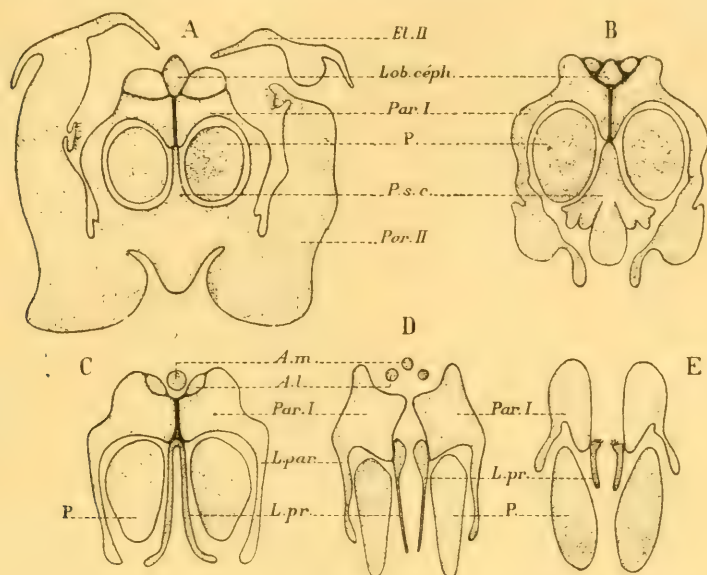


Fig. 25. — *Leanira Giardi* n. sp. Coupes transversales dans la région antérieure pour montrer la plaque sous-céphalique, les antennes latérales soudées aux parapodes, et les lamelles prébucales.

Le premier parapode de *Leanira Giardi* ne porte que quelques soies simples excessivement fines, sur lesquelles je n'ai pu discerner la moindre trace d'ornementation. Il n'existe naturellement qu'un seul acicule.

Les parapodes qui suivent, jusqu'au cinquième, sont encore assez profondément modifiés. Ceux des segments II, III, IV, sont dirigés vers l'avant ; leur cirre ventral, allongé, suit la direction du parapode. Au cinquième anneau, les parapodes ont acquis leur direction habituelle : leur axe est perpendiculaire au plan de symétrie du corps.

Dans les quatre segments dont nous parlons ici, les rames dorsale et ventrale portent respectivement un faisceau de soies simples très souples et un faisceau de soies composées ; les premières sont semblables aux soies dorsales des parapodes normaux, décrites plus loin ; dans la rame ventrale on trouve deux sortes de soies, à côté de soies composées à serpe bidentée, semblables à celles qui

composent la rame neurale des parapodes normaux, on observe en effet des soies à serpe longue et mince, unidentée, paraissant articulée (fig. 26 D).

En outre, dans chacun des parapodes que nous considérons, il

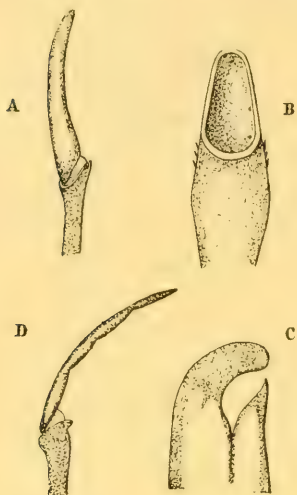


FIG. 26. — *Leanira Giardi* n. sp. Soies

- A. Soie ventrale des parapodes normaux.
- B. Extrémité de la hampe de l'une de ces soies.
- C. Extrémité de la serpe.
- D. Soie à serpe pseudoarticulée de la rame ventrale des premiers segments.

s'est développé autour de l'orifice de sortie des soies des stylodes et des bractées parapodiales lamelleuses dont le nombre est d'autant plus grand et la forme d'autant plus compliquée que le numéro d'ordre du segment considéré est moins élevé. La rame dorsale, en particulier, présente toujours une bractée très développée, à contour très découpé.

La disposition des cténidies n'est pas non plus la même que dans les segments normaux ; on trouve partout deux de ces organes placés à la face antérieure de l'élytrophore ou du tubercule qui le remplace (fig. 25) ; sur le deuxième parapode, il y a en outre une cténidie à la face interne (même figure) ; il en est de même dans le

troisième segment. Ce n'est qu'au quatrième qu'on arrive à la disposition normale des cténidies, soit deux à la face dorsale du parapode et la troisième au-dessous de l'attache élytraire.

Ce n'est enfin que sur le cinquième anneau qu'apparaissent les branchies. Encore peu développées au sixième segment, ces organes atteignent dès le septième leur taille et leur forme définitive.

Les parapodes normaux présentent l'aspect que j'ai représenté (fig. 27). Comme l'on voit, les deux rames, la dorsale très réduite et la ventrale très développée au contraire sont portées sur une base commune et soutenues chacune par un acicule. A la rame dorsale, les nombreuses soies très fines sont d'un type très fréquent chez les

Leanira, ornées d'une crête spiralée à bords dentés. A la rame ventrale les soies hétérogomphes (fig. 26 A) ont la partie terminale de la hampe ornée de quelques épines latérales (fig. 26 B); le mode de terminaison de la serpe (fig. 26 C) est assez particulier.

Le cirre ventral est porté sur un article basilaire court mais néanmoins très distinct.

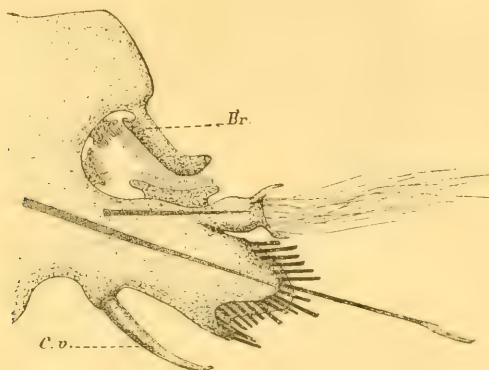


FIG. 27. — *Leanira Giardi* n. sp. Parapode.

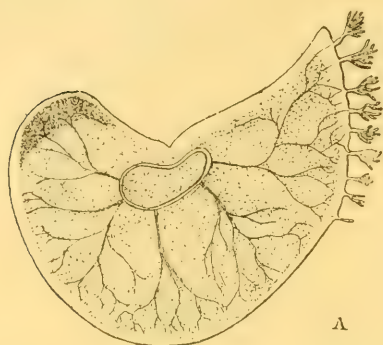
La rame dorsale possède deux stylodes; la rame ventrale n'a pas de bractées parapodiales; l'orifice de sortie des soies se trouve au fond d'une sorte de calice formé par une collerette d'origine épidermique; enfin on retrouve sur le dessin les trois cténidies qui existent sur tous les anneaux.

Le segment porte en outre, dans sa partie tout à fait postérieure, une papille néphridienne, grêle, cylindrique, située au voisinage immédiat de la base du parapode; cette papille est accompagnée d'une cténidie très petite; dans les anneaux antérieurs, dépourvus d'organes segmentaires, la papille disparaît, mais la cténidie prend un développement plus considérable; c'est elle que l'on aperçoit, dans la figure 25 B, sous la forme d'une petite massue, à la face inférieure du corps, sur les lèvres latérales.

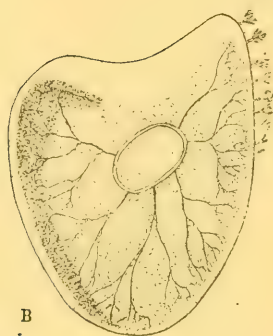
La branchie, naissant comme d'habitude au-dessous de l'attache élytraire, a une forme ramassée; sa face inférieure, ornée dans toute sa longueur de nombreux flagella forme au voisinage de la base une sorte de dent caractéristique.

Ainsi que nous l'avons dit, une paire d'élytres est insérée sur chacun des segments 2, 4, 5, 7, 9, 11, 13, 15, 17, 19, 21, 23, 25, 27 et sur tous ceux qui suivent le 27^e.

Les élytres des deux premières paires sont absolument arrondis et sans aucune trace d'ornementation sur les bords. Ceux de la



A



B

FIG. 28. — *Leanira Giardi* n. sp. Élytres.

A. Élytre d'un segment de la région moyenne du corps.

B. L'un des élytres de la troisième paire (segment V).

troisième, arrondis également, ont déjà 4 ou 5 franges au bord externe. J'ai représenté (fig. 28 B) un élytre de la quatrième paire et je donne également (fig. 28 A) le dessin d'un élytre pris dans la région moyenne du corps. L'on voit combien grande est la ressemblance de cet élytre avec celui de *Sthenelais dendrolepis* qu'a dessiné CLAPARÈDE (68, fig. 4 A, pl. IV), mais on notera les différences suivantes: l'élytre de *L. Giardi* est plus allongé dans le sens antéro-postérieur et ne possède ni tubercule réfringent, ni taches pigmentées, exception faite, bien entendu, pour la tache rougeâtre signalée déjà au bord interne.

La trompe, qui peut s'étendre fort loin vers l'arrière, jusqu'au 40^e

segment, est ornée d'un cercle unique de papilles toutes égales entre elles et armée de quatre dents.

Ainsi que je l'ai dit, cette espèce m'a été adressée de Naples, où elle doit être commune.

Discussion spécifique. — Je profiterai de l'occasion qui m'est offerte ici de dire quelques mots sur le genre *Leanira* et sur certaines formes qui lui ont été où doivent lui être attribuées.

GRUBE [75] fait remarquer — et en cela il a parfaitement raison — qu'on ne saurait ranger parmi les *Leanira* des Sigalioniens chez lesquels la base de l'antenne impaire porte de chaque côté une cténidie antennale; et, en vertu de cette remarque, il place parmi les *Sthenelais* les formes décrites jusque là sous le nom de *Leanira tetragona* ØRSTED et de *L. Yhleni* MGRN; mais, avec un illogisme flagrant, il omet en même temps de restituer au genre *Leanira* quatre formes décrites sous le nom générique de *Sthenelais* et dans lesquelles il n'avait pas été signalé d'appendices foliacés à la base de l'antenne. En 1875, époque à laquelle GRUBE fit la récapitulation des espèces de Sigalioniens décrites jusque là le nombre de *Leanira* devait donc être fixé à 7, savoir les trois qu'il cite *L. Quatrefojesi* KBG. *L. tenera* GR. et *L. festiva* GR. et, en outre, les quatre espèces décrites par CLAPARÈDE [68] sous les noms de *Sth. fuliginosa*, *Sth. leirolepis*, *Sth. ctenolepis* et *Sth. dendrolepis*.

La même année que le travail de GRUBE en parut un d'EHLERS [75] où se trouvait décrite la *L. hystericis*. Depuis, il n'a été, à ma connaissance du moins, décrit que quatre formes sous le nom générique de *Leanira*; ce sont celles que MAC-INTOSH [85] a trouvées dans les collections du *Challenger*; mais, comme elles sont pourvues de cténidies antennales, elles rentrent *ipso facto* dans le genre *Sthenelais*.

Par contre, MAC-INTOSH a créé un genre nouveau *Eusthenelais* dans lequel il place deux formes *E. abyssicola* (1) et *E. hibernica*. LEVINSSEN [83] a montré que ce genre *Eusthenelais* devait être réuni au genre *Leanira*. En outre l'animal décrit par MAC-INTOSH [76 a] sous le nom de *Sigalion Buskii* ne saurait être maintenu dans le genre auquel il a été attribué, il ne possède en effet qu'une antenne médiane, sans cténidies, ce qui permet de penser qu'il devra, lui aussi, être rangé parmi les *Leanira*.

C'est donc sur douze espèces que nous aurions à compter. En réalité ce nombre doit être diminué. VON MARENZELLER [74] a retrouvé la *Sth. fuliginosa* CLD. et découvert chez elle les cténidies antennales qui avaient échappé à CLAPARÈDE; j'ai pu les observer moi-même sur un exemplaire de cette espèce qui m'a été adressé de Trieste.

(1) Cité d'après LEVINSSEN [83]. Je n'ai pas retrouvé dans MAC-INTOSH [77] mention de cette espèce et je n'ai pas pu me procurer les *Transactions Linnean Society London* où serait décrite la forme en question.

PRUVOT et RACOVITZA [95] ont, d'autre part, montré qu'il n'y a aucune différence entre *Sth. limicola* EHL. et *Sth. leiolepis* CLPD.; la première possède des cténidies antennales; mais c'est à tort que CLAPARÈDE n'en a pas décrit chez la seconde; un spécimen qui m'a été envoyé de Naples et qui présentait tous les caractères de la *Sth. leiolepis* CLPD. était en effet pourvu de ces organes. Enfin il est fort probable que la *Sth. ctenolepis* CLPD. est, elle aussi, une véritable *Sthenelais*.

Pour la *Sth. dendrolepis* CLPD., il est bien difficile de se prononcer, car CLAPARÈDE ne dit absolument rien du lobe céphalique, dont il ne donne aucun dessin.

Mais, en admettant même qu'on doive la ranger dans le genre *Leanira* l'on voit que le nombre des espèces de ce genre se réduit à neuf, qui sont les suivantes :

<i>Leanira Quatrefagesi</i> KBG.	<i>Leanira abyssicola</i> MAC-INT.
<i>Leanira tenera</i> GR.	<i>Leanira hibernica</i> MAC-INT.
<i>Leanira festiva</i> GR.	<i>Leanira</i> (<i>Sth.</i> ?) <i>dendrolepis</i> CLPD.
<i>Leanira hystricis</i> EHL.	<i>Leanira Giardi</i> n. sp.
<i>Sigalion</i> (<i>Leanira</i> ?) <i>Buskii</i> MC.-INT.	

L'espèce nouvelle ne saurait être confondue avec *L. Quatrefagesi* ni avec *L. hystricis*, puisque, dans ces deux dernières, le bord des élytres est absolument lisse. On ne saurait non plus craindre de confusions avec *Leanira abyssicola* et *L. hibernica* chez lesquelles la rame ventrale a deux sortes de soies. La forme des élytres, celle des papilles qui les bordent, le nombre des soies du 1^{er} parapode ne permettent pas de confusion entre *Sigalion Buskii* et *Leanira Giardi*. De même les franges simplement bifides de l'élytre de *L. tenera* GR. différencient nettement cette forme de *Leanira Giardi*. Au contraire, cette dernière a de nombreux points de ressemblance avec *Leanira festiva* GR. et *L. (Sth. ?) dendrolepis* CLPD.

J'ai déjà signalé quelques-uns des caractères qui différencient l'espèce de CLAPARÈDE de celle que j'ai décrite. Je me borne donc à les rappeler ici.

1^o Les élytres s'entrecroisent chez *Sth. (L.) dendrolepis* CLPD (voir CLAPARÈDE [68] pl. IV, fig. 4.); ils ne s'entrecroisent pas chez *L. Giardi*

2^o Les élytres de *L. Giardi* sont dépourvus du petit tubercule

réfringent et des taches noires que CLAPARÈDE a signalées chez *Sth. (L.) dendrolepis*.

3° Le cirre ventral est, chez *L. Giardi*, porté sur un cirrophore net, qui fait défaut à l'espèce de CLAPARÈDE.

4° La branchie de *Sth. dendrolepis* ne présente pas la dent basilaire signalée plus haut.

5° Les soies de la rame ventrale, chez *Sth. dendrolepis*, sont exclusivement à serpe bidentée. Nous avons vu, que chez *L. Giardi* dans les anneaux 2 à 5 des soies de ce type étaient entremêlées de soies à article terminal pseudo-articulé.

6° *Sth. dendrolepis* a une cténidie parapodiale. *L. Giardi* en a trois.

7° On ne trouve pas dans le parapode de *L. Giardi* le stylode que CLAPARÈDE a dessiné chez *Sth. dendrolepis* [68], pl. IV, fig. 4 A, e.

8° Enfin la taille de *Leanira Giardi* est beaucoup plus considérable que celle indiquée par CLAPARÈDE pour *Sth. dendrolepis*.

J'ajouterai qu'il me paraît impossible, lorsqu'on examine l'extrémité antérieure de *L. Giardi* de ne pas reconnaître l'existence de 3 antennes que l'on peut suivre depuis leur origine jusqu'à leur pointe. Si donc CLAPARÈDE avait eu sous les yeux l'espèce qui m'a été adressée de Naples, il aurait été conduit, dès 1868, à l'interprétation morphologique du troisième cirre tentaculaire que PRUVOT et RACOVITZA [95] ont les premiers donnée pour la *Sth. Idunæ* et que j'ai étendue aux genres *Psammolyce* et *Leanira*.

Il est d'autre part, assez facile de se rendre compte que *Leanira Giardi* et *L. festiva* ne saurait être confondues ; il suffit de se rappeler que chez cette dernière le dos est recouvert à partir du 25^e segment, que les yeux sont disposés au sommet d'un rectangle ; en outre, le premier parapode est muni d'un appendice cirriforme (antenne latérale) en plus des deux cirres normaux ; le cirre ventral dépasse nettement (*satiss*) la pointe des parapodes ; les soies ventrales sont à peine deux fois plus grosses que les dorsales et au nombre de 9 à 16. Enfin les élytres sont triangulaires ou subréniformes et leur partie la plus sombre est au bord externe. Tous ces caractères ne se retrouvent pas dans l'espèce nouvelle.

Sthenelais sp.

L'espèce désignée sous ce nom dans le cours du présent mémoire m'a été envoyée de Naples sous le nom de *Sigalion Squamatum*. Je ne me suis malheureusement aperçu de l'erreur de détermination ainsi commise qu'en examinant des coupes faites dans la région antérieure de l'animal; j'ai d'ailleurs vainement cherché à retrouver, dans les tubes qui contenaient les envois que j'avais reçus de Naples, un second fragment du même animal; je n'ai donc pu me faire de cette forme qu'une idée assez imparfaite.

Je ne doute pas, néanmoins, que cette *Sthenelais* soit identique à celle que PRUVOT et RACOVITZA [95] ont décrite sous le nom de *Sth. minor*. J'ai retrouvé sur mes coupes toutes les particularités qu'ils signalent: forme de la tête, disposition des antennes, forme des parapodes, cirre ventral fourchu à la base, papilles des élytres, etc., etc. C'est uniquement parce que, n'ayant vu que des coupes, je n'ai pu examiner les soies que je n'ai pas voulu faire l'assimilation qui s'impose entre l'espèce qui m'a été adressée de Naples et celle que les deux savants ont signalée dans le golfe du Lion, au voisinage de Banyuls.

Sigalion squamatum DELLE CHIAJE
et **Sigalion Mathildae** AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS.

En 1897, au cours d'un séjour que je fis au laboratoire de Wimereux, P. PELSENEER me signala l'existence, dans le sable à *Echinocardium* du port en eau profonde de Boulogne-sur-Mer, d'un Sigalionien dont il avait bien voulu recueillir quelques exemplaires à mon intention (1). Je pus, grâce aux indications que me donna PELSENEER recueillir un assez grand nombre d'échantillons de ce Sigalionien; il vit, enfoui à une profondeur de 10 à 15 centi-

(1) Pressé par le temps, je ne pus examiner cette forme que tout-à fait superficiellement et crus, bien à tort, avoir à faire à la *Sthenelais Idunæ* RATHKE, qui n'est pas rare à Wimereux dans les sables coquilliers qui forment le fond des ravins servant de déversoirs aux flaques que la mer, en se retirant, laisse dans l'amas de rochers sur lequel est bâtie la tour de Croÿ.

C'est sans doute sur la foi de cette détermination inexacte que GIARD [99] a signalé dans le sable à *Echinocardium* du port de Boulogne la présence de *Sthenelais Idunæ*, que je n'y ai jamais rencontrée pour ma part.

mètres dans un sable bleu, légèrement vaseux, où l'on trouve aussi, outre l'*Echinocardium cordatum*, des *Nephthys* et un grand Capitellide que je n'ai pas déterminés et de beaux exemplaires de la *Phyllodoce lamelligera*.

D'autre part, j'ai demandé à la Station Zoologique de Naples de m'adresser des *Sigalion squamatum* DELLE CHIAJE; la plupart des spécimens qui m'ont été envoyés étaient des Sigalioniens de fort grande taille (20 à 30 centimètres de longueur), appartenant bien à l'espèce indiquée; j'ai eu en même temps un certain nombre de Sigalioniens beaucoup plus petits appartenant à trois espèces bien distinctes: *Sigalion squamatum* DELLE CHIAJE, *Sig. Mathildæ* AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS et *Sthenelais sp.*

J'ai donc pu comparer entre eux :

1° Des échantillons de *S. squamatum* et de *S. Mathildæ* provenant de la même localité (Naples);

2° Des échantillons de *S. Mathildæ* provenant de deux localités différentes (Naples et Wimereux).

Et je demeure convaincu, après cet examen, que l'on ne saurait admettre l'opinion de DE SAINT-JOSEPH [98], qui réunit les deux espèces; il y a certainement entre elles de nombreuses ressemblances, mais il y a aussi des différences que je vais signaler, après avoir noté d'abord que les Aphroditien décrits par DE SAINT-JOSEPH [95, 98] sous le nom de *Sigalion squamatum* sont en réalité des *Sigalion Mathildæ*. C'est aussi cette dernière espèce que CLAPARÈDE [68, 70] a eue sous les yeux.

Il y a, tout d'abord, un écart considérable entre les dimensions des deux formes; le plus grand des échantillons de *S. Mathildæ* que j'ai recueillis à Wimereux n'atteignait pas 10 cent. de longueur DE SAINT-JOSEPH [95] a trouvé à Dinard deux exemplaires de 8 et 11 cent. et il dit qu'à Naples le *S. squamatum* peut atteindre 30 cent. de long; c'est, comme on l'a vu, la taille maxima de ceux que j'ai reçus de cette localité.

La forme du corps est aussi assez sensiblement différente. Toutes proportions gardées, *S. Mathildæ* est beaucoup plus mince que le *S. squamatum*; la hauteur d'un anneau, chez ce dernier, est à peu près égale à sa largeur; elle est notablement plus grande chez *S. Mathildæ*.

Il n'y a pas de différence bien marquée entre les lobes céphaliques des deux espèces ; la tête, dont le bord frontal est rectiligne, se rétrécit beaucoup dans sa partie postérieure ; les deux antennes sont insérées à la limite du bord antérieur et de la courbe qui le réunit aux bords latéraux ; il existe chez *S. Mathildæ* comme chez *S. squamatum* quatre yeux noirs, ceux de la paire antérieure étant un peu plus gros et un peu plus rapprochés l'un de l'autre que ceux de la paire postérieure.

Mais l'examen des élytres et des parapodes permet de différencier nettement les deux formes.

Chez *S. squamatum* DELLE CHIAJE, le bord externe des élytres est orné d'une rangée de 10 à 20 papilles pennées présentant la forme qui a été représentée dans la fig. 29 A. Chez *Sigalion Mathildæ* AUDOUIN et H. MILLE EDWARDS, il existe aussi des papilles pennées mais leur forme est bien différente (fig. 29 B) ; elles sont comme l'on voit, plus longues et portent un nombre de branches latérales plus considérable, jusqu'à 20 de chaque

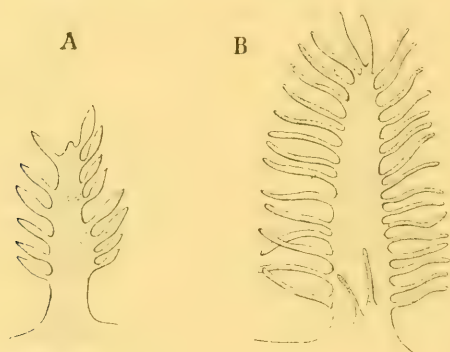


FIG. 29. — Franges du bord de l'élytre.

A. Chez *Sigalion squamatum*.

B. Chez *Sigalion Mathildæ*.

côté, tandis que chez *S. squamatum* je n'en ai jamais vu plus de 9 ; en outre, la forme de ces ramifications est bien différente : à peu près cylindriques et assez longues chez *S. Mathildæ*, elles ont, chez *S. squamatum* un aspect lancéolé dû à l'existence d'une constriction basilaire à peine sensible.

En se reportant aux dessins que CLAPARÈDE [68, Pl. III, fig. 3 A et 70, Pl. II, fig. 3] a donnés des papilles de son *S. squamatum* on se

convaincra que c'est bien au *S. Mathildæ* qu'il a eu à faire, ce qui, d'ailleurs, me paraît encore démontré par ce fait qu'il assigne au corps une largeur de 4-5 $\frac{m}{m}$ seulement; c'est la dimension la plus fréquente du *S. Mathildæ*, alors que chez *S. squamatum* le diamètre transversal atteint souvent 8-9 $\frac{m}{m}$.

De même, il est certain que c'est aussi le *S. Mathildæ* que De ST-JOSEPH [95, 98] a trouvé à Villers, à St-Vaast-la-Hougue, à Dinard et au Pouliguen; il dit en effet que le nombre des branches latérales des papilles est de 20 environ de chaque côté.

De ST-JOSEPH [95, Pl. XII, fig. 27] a représenté le parapode de son *S. squamatum*, ce parapode est celui de *S. Mathildæ* typique. Je donne ici (fig 30.) les dessins des pieds des deux espèces: les différences sont évidentes: chez *S. squamatum*, la saillie dans laquelle vient se loger la pointe de l'acicule de la rame ventrale est plus accentuée et le petit tubercule que l'on trouve à la face dorsale de la rame ventrale chez *S. Mathildæ* fait complètement défaut (1).

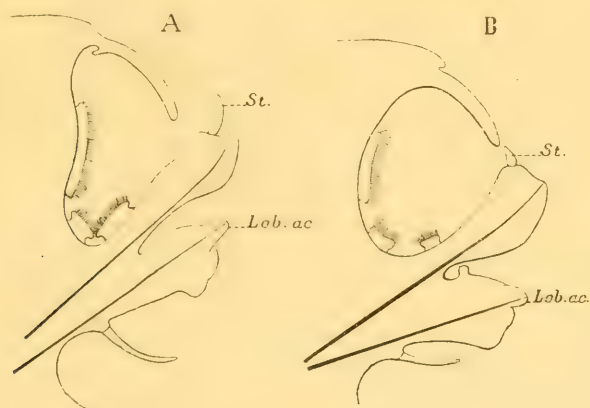


FIG. 30. — Profil du parapode.

A. Chez *Sigalion squamatum* DELLE CHIAJE.

B. Chez *Sigalion Mathildæ* AUD. et H. M.-EDW.

Je noterai en passant que l'on ne saurait considérer comme un cirre dorsal la petite saillie épidermique que l'on voit à la pointe de la rame hœmale; c'est un simple stylode, sans trace du nerf axial qui caractérise les cirres.

1) Ce tubercule a échappé à CLAPARÈDE [68], qui ne le figure pas.

L'armature du parapode est aussi bien différente dans les deux espèces ; les soies sont, tout d'abord, beaucoup moins nombreuses chez *S. Mathildæ*, surtout à la rame ventrale.

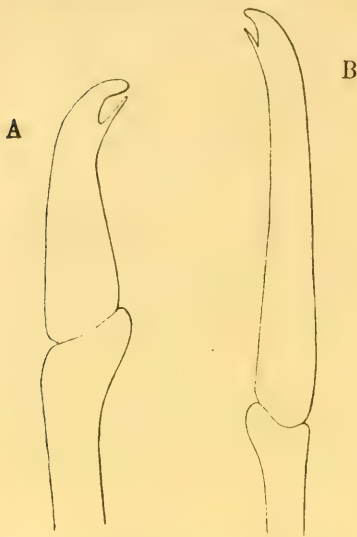


FIG. 31. — *Sigalion squamatum* DELLE CHIAJE. Soies composées à serpe courte et longue.

La rame dorsale porte des soies très fines, arquées vers le haut, couvertes de rangées transversales de denticules. Je n'ai pu retrouver les soies à extrémité bifide signalées par DE ST-JOSEPH [98] ; la pointe m'a toujours paru simple, dans l'une comme dans l'autre espèce.

La rame ventrale porte deux faisceaux de soies, séparées par l'acicule ; chacun de ces faisceaux comprend divers types de soies. En commençant par la partie dorsale du faisceau supérieur pour terminer par la partie ventrale du faisceau inférieur, on peut établir le tableau comparatif suivant :

Sigalion squamatum DELLE CHIAJE

Sigalion Mathildæ
AUD. et H. MILNE-EDW.

- | | |
|---|---|
| 1. Soies simples à crête spirale ; dans la partie terminale la crête est remplacée par des rangées transversales de denticules (quatre ou cinq de ces soies seulement). | Même type de soies. |
| 2. Soies composées ; la hampe est ornée, dans sa partie supérieure de nombreuses rangées transversales de denticules ; l'article terminal très long est pseudo-articulé ; la pointe de la dernière articulation se recourbe en une dent, au-dessous de laquelle naît une épine. | Même type de soies. |
| 3. <i>Fait défaut.</i> | Soies composées semblables aux précédentes, mais à hampe entièrement lisse. |

Soies composées ; hampe ornée à sa partie supérieure de rangées transversales de denticules ; serpe courte, robuste, dont la pointe se recourbe en une dent au-dessous de laquelle naît une épine (une ou deux seulement de ces soies). *Fait défaut.*

5. Deux ou trois soies semblables aux précédentes, mais à hampe entièrement lisse (fig. 31 A). *Fait défaut.*

ACICULE.

ACICULE.

6. Soies du type 5 (deux ou trois seulement). Même type de soies.
 7. Soies semblables aux précédentes, mais à serpe plus longue (fig. 31 B). Même type de soies.
 8. Soies composées du type 3 mais à article excessivement long et très fin. Même type de soies.

L'on voit, en résumé, que *Sigalion squamatum* DELLE CHIAJE se distingue de *Sigalion Mathildæ* :

1° Par sa taille beaucoup plus considérable ;

2° Par la forme de son corps ;

3° Par la forme des papilles pennées des élytres ;

4° Par l'absence de tubercule à la face dorsale de la rame neurale ;

5° Par la constitution du faisceau dorsal de soies, dans cette même rame neurale, des soies à serpe courte remplaçant ici les soies à article terminal pseudo-articulé et à hampe lisse que l'on trouve chez *S. Mathildæ*.

GRUBE [75], dans sa révision des Aphroditiens, ne compte que quatre espèces dans le genre *Sigalion* ; quatre autres espèces ayant été décrites depuis lors, le genre comprendrait aujourd'hui les huit formes suivantes :

S. Mathildæ... AUDOUIN et H. MILNE-EDWARDS [32] espèce typique.

S. squamatum. DELLE CHIAJE [41].

S. Edwardsi... KINBERG [57].

S. Antillarum. GRUBE [75].

S. Buskii..... MAC-INTOSH [76a].

S. Amboinense GRUBE [77].

S. arenicola... VERRILL [80].

S. Pourtalesi.. EHLERS [87].

Mais, en réalité, six espèces seulement doivent être attribuées au genre *Sigalion* ; il faut, en effet, éliminer de la liste précédente *Sigalion Antillarum* GR. et *Sigalion Buskii* MAC-INTOSH.

S. Antillarum, pourvu de trois antennes, devra peut-être passer dans le genre *Euthalenessa*.

Pour *S. Buskii* il n'a qu'une petite antenne médiane et me paraît, ainsi qu'il l'ai dit plus haut, devoir être rapproché des *Leanira*.

Pour les six formes restantes on peut établir le tableau dichotomique suivant :

Elytres entièrément lisses.	{	Branchie	Branchie portant à sa base un petit appendice cylindrique; deux cténidies parapodiales.....	<i>S. Pourtalesi.</i>	
			Pas de cténidies parapodiales.....	<i>S. amboinense.</i>	
			Une seule cténidie parapodiale.....	<i>S. arenicola.</i>	
		sans aucun appendice à sa base.	Trois cténidies parapodiales.	Papilles des élytres avec branches latérales peu nom- breuses et de forme lancéolée..	<i>S. squamatum.</i>
				Papilles des élytres à nom- breuses branches latérales cy- lindriques.....	
				Elytres parsemés de petits tubercules.....	

On peut encore noter la répartition géographique de ces formes.

<i>S. Pourtalesi</i> , 1 exemplaire.....	Golfe de Floride.
<i>S. amboinense</i> , 1 exemplaire incomplet.	Amboina.
<i>S. arenicola</i>	Atlantique ouest (côtes des États-Unis.
<i>S. squamatum</i>	Naples.
<i>S. Mathildæ</i>	Naples. Côtes de l'Algérie. Le Pouliguen. Dinard. St-Vaast. Villers-s/Mer. Boulogne-s/Mer.
<i>S. Edwardsi</i> , 1 exemplaire.....	Atlantique ouest (embou- chure de la Plata).

Acholoe astericola DELLE CHIAJE.

Au début de la description qu'il a donnée de cette espèce, CLAPARÈDE [70] dit que « ce magnifique Polynioïde est un épizoaire des ambulacres de l'*Astropecten aurantiacus* » et il ajoute : « c'est

là que l'a rencontré DELLE CHIAJE ; le peu qu'en dit cet auteur est assez inexact ; mais ses dessins et le lieu même où il trouva son ver établissent suffisamment l'identité de l'espèce ».

J'ai trouvé à Cette, dans les sillons ambulacraires de divers *Astropecten* un Polynoinien qui me paraît devoir être considéré comme étant l'*Acholoe astericola*, encore que la description et les dessins de CLAPARÈDE ne lui soient pas parfaitement applicables. MAC-INTOSH [76a], qui a vu, lui aussi, l'*Acholoe* dit que CLAPARÈDE a donné de cette espèce « *a very fair account* ». C'est là une opinion que je ne puis partager, ayant constaté par moi-même l'imperfection des figures du savant génevois. Sans insister sur les points où je me trouve entièrement d'accord avec lui, je dirai seulement que les échantillons que j'ai pu recueillir à Cette et ceux que mon ami CH. PÉREZ a bien voulu m'adresser de Royan s'écartaient par la forme de leur tête et celle de leurs parapodes du type décrit par CLAPARÈDE.

Le lobe céphalique, coloré en rose par le cerveau, porte deux paires d'yeux noirs ; les yeux antérieurs, parfois reportés tout à fait sur les côtés de la tête,

très écartés l'un de l'autre par conséquent, sont réniformes ; les yeux postérieurs sont arrondis et assez rapprochés l'un de l'autre.

La tête elle-même n'a pas cette forme de rectangle allongé dans le sens antéro-postérieur que lui assigne

la figure 1 B de la planche II de CLAPARÈDE [70]. Elle est, au

contraire, aussi large que longue (fig. 32) avec les parties latérales arrondies ; enfin je ne retrouve pas trace du large processus trilobé qui représenterait les cératophores des trois antennes ; les trois appendices sont portés sur des articles basilaires bien distincts, disposés comme chez les *Harmothoe*, le cératophore médian naissant dans l'échancrure du bord frontal, les cératophores latéraux ayant une insertion ventrale.



Fig. 32. — *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE. Lobe céphalique et premiers segments.

CLAPARÈDE a aussi figuré un parapode d'*Acholoe* ; il y représente une rame dorsale très réduite, portant des soies courtes, assez nombreuses ; quant à la rame ventrale ce serait un gros mamelon

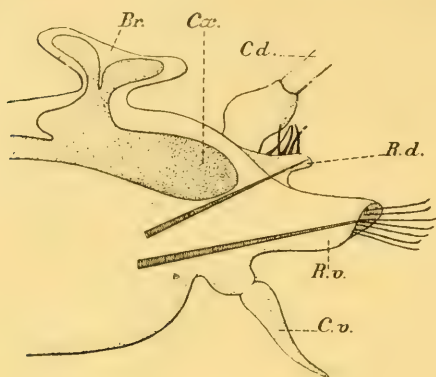


FIG. 33. — *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE. — Parapode.

de forme conique, à extrémité massive, avec un petit nombre de soies plus épaisses que les dorsales ; en réalité cette rame ventrale forme à son extrémité une sorte de manchon incomplet, entourant l'orifice de sortie des soies ; le cirre ventral est inséré très près de la base du parapode ; l'on peut noter aussi

que dans le tubercule dorsal le cœcum est toujours bilobé, contrairement à ce que représente CLAPARÈDE (fig. 33).

J'ajouterai que tandis que les mâles de cette espèce conservent toujours une coloration blanche, qui devient seulement plus opaque au moment où les spermatozoïdes se développent, les femelles, normalement blanches et transparentes, acquièrent quand elles sont chargées d'œufs une coloration qui varie du rose pâle au rouge minium.



Chapitre V.

TÉGUMENTS. — MUSCULATURE. — CAVITÉ GÉNÉRALE.

TEGUMENTS.

Sous le nom de téguments, je désigne ici, suivant l'habitude la plus répandue aujourd'hui, l'ensemble formé par l'épiderme et ses annexes (cuticule et basale) d'une part et par ce que certains auteurs, LANG entre autres, appellent la gaine musculo-cutanée, d'autre part.

Le revêtement tégumentaire se composera donc des couches suivantes, énumérées dans l'ordre où elles se présentent, en partant de la plus externe : cuticule, épiderme, basale, gaine musculo-cutanée. Etudions rapidement ces diverses formations.

Cuticule. — La cuticule, toujours présente, est, en général, assez développée. Son épaisseur, variable suivant les espèces que l'on considère est, sur un même individu, plus considérable à la face ventrale que sur la face dorsale et, dans la première de ces deux régions, il y a encore augmentation sensible de l'épaisseur de la cuticule tout le long de la ligne médiane ventrale, sous la chaîne nerveuse par conséquent.

Sur l'animal vivant, on constate que la cuticule présente des reflets irisés ; dans les coupes elle apparaît comme homogène ; cependant, lorsque la coloration a été faite par l'hématoxyline éosine, le revêtement cuticulaire se subdivise en une zone externe faiblement colorée en violet pâle et une zone interne, de 3 à 5 fois plus épaisse, fortement colorée en violet foncé.

S'il est impossible, sur l'animal vivant ou traité par les fixateurs usuels de séparer la cuticule de l'épiderme sous-jacent, le corps se laisse, par contre, facilement dépouiller de cette première enveloppe après un séjour de 24 heures au moins dans le bichromate de potasse en solution à 1% dans l'eau ; on constate alors, en portant sous le microscope des lambeaux de cuticule, l'existence dans cette membrane de deux séries de stries se croisant à angle droit ; c'est le jeu de la lumière dans les réseaux formés par ces stries très fines

qui produit les irisations dont nous avons parlé; on voit en outre, sur les bords des fragments de cuticule, que l'apparence observée est due à l'existence de deux séries de fibres très fines, distribuées en deux couches, les fibres, toutes parallèles entre elles, de l'une des couches, coupant à angle droit toutes celles de l'autre.

La disposition que nous venons de décrire n'est d'ailleurs pas particulière aux Aphroditiens: la plupart des Annélides la présentent aussi.

Ce que nous venons de dire s'applique aux segments du soma. Encore faut-il noter que dans les points où sont développés des cils vibratiles et sur les organes sensitifs la cuticule s'amincit beaucoup, au point de n'apparaître plus, sur les coupes, que comme une ligne foncée bordant l'épiderme; c'est ce qui arrive, en particulier, pour les cténidies des Sigalioniens, pour les cirres dorsaux et ventraux de tous les Aphroditiens, et, chez l'*Hermione hystrix*, la *Pontogenia chrysocoma* et la *Psammolyce arenosa* au niveau des verrucosités que présentent les téguments.

Sur la tête, la cuticule, qui d'ailleurs présente la même structure, est toujours beaucoup plus épaisse que sur le soma; elle acquiert, grâce à son épaisseur plus considérable, une rigidité plus grande et forme ainsi une enveloppe très résistante protégeant l'encéphale. Chez beaucoup de Polynoiiniens, cette capsule céphalique se prolonge, en avant et latéralement, par deux saillies dans la formation desquelles la cuticule joue un rôle prépondérant.

Epiderme. — SOULIER [91] a fait l'historique fort complet des progrès de nos connaissances sur l'épiderme des Annélides. Après avoir passé en revue les opinions de ses prédécesseurs, il expose les résultats de ses recherches et, dans le chapitre VII de la seconde partie de son travail, chapitre consacré aux Annélides errants, il arrive aux conclusions suivantes: l'épiderme des Annélides errants est alvéolaire; il est constitué par un réseau de fibro-cellules de soutien, enclavant des cellules glandulaires (alvéoles): mais les alvéoles, très réduits, sont à peine visibles.

MALACQUIN [93] qui, d'une façon générale, confirme ce résultat fait cependant quelques réserves en ce qui concerne les Syllidiens, qu'il a étudiés.

GRAVIER [96] signale simplement l'existence de cellules de soutien et de cellules glandulaires chez les Phyllodociens; il ne dit rien de la répartition de ces deux sortes d'éléments.

Je laisserai de côté, dans ce qui va suivre, la région de la ligne médiane ventrale; chez la plupart des Aphroditiens, il y a dans cette région des modifications profondes de la structure de l'épiderme, modifications qui sont en relation directe avec le développement en ce point de la chaîne nerveuse et dont l'étude sera, par suite, mieux à sa place dans le chapitre consacré au système nerveux.

Deux séries d'organes purement épidermiques, les élytres d'une part, les cirres dorsaux de l'autre, feront aussi l'objet de paragraphes spéciaux.

Ces restrictions faites, on peut dire, avec SOULIER, que l'épiderme des Annélides est alvéolaire.

Dans le cas le plus général, les alvéoles sont peu distincts (fig. 34); il semble, à première vue, que l'on se trouve en présence d'un épiderme absolument dépourvu d'éléments glandulaires. Toutefois un examen plus attentif permet de reconnaître qu'entre les parois de deux cellules qui paraissent voisines se trouve un intervalle excessivement réduit, intervalle qui n'est autre chose que le reste d'une cellule glandulaire dont la sécrétion a été expulsée et qui, dès lors, a été comprimée de plus en plus par les cellules de soutien voisines. Et ce qui justifie cette manière de voir c'est que, çà et là, on aperçoit dans l'épiderme — très rarement d'ailleurs — une cellule à mucus encore pleine, distendue par son contenu et refoulant les cellules de soutien voisines. Ces dernières, seules nettement visibles dans l'immense majorité des cas, sont des cellules cylindriques dont la partie profonde se ramifie en filaments, intriqués pour former une basale plus ou moins nette (fi. 34).



FIG. 34. — *Lagisca varispina* Sars.
Structure de l'épiderme, à alvéoles vides, réduits par la compression.

Les dissociations permettent de se rendre un compte exact de la forme de ces cellules. J'ai employé les mélanges dissociateurs efficaces recommandés par SOULIER [91] à qui l'on doit leur introduction dans la technique; j'ai eu recours aux mélanges de sulfo-cyanure d'ammonium à 5 % combinés avec le liquide de RIPART et PETIT. Il est, je crois, inutile de revenir ici sur l'excellence de cette méthode de dissociation. Les résultats obtenus par SOULIER dans l'étude d'objets aussi difficiles que les boucliers ventraux des

Serpulien sont là pour affirmer son indiscutable valeur. Un des grands avantages de ce procédé, c'est la régularité qu'il présente ; lorsqu'après quelques tâtonnements l'on a trouvé le mélange qui convient pour un objet déterminé l'on est absolument certain de reproduire toujours la même dissociation en employant un mélange de même composition. Le séjour un peu prolongé dans le dissociateur-fixateur ne présente pas d'inconvénients et c'est là encore une qualité précieuse des mélanges inventés par SOULIER. Je donne ici (fig. 35) quelques-unes des formes typiques de cellules épidermiques, chez différents Aphroditien.

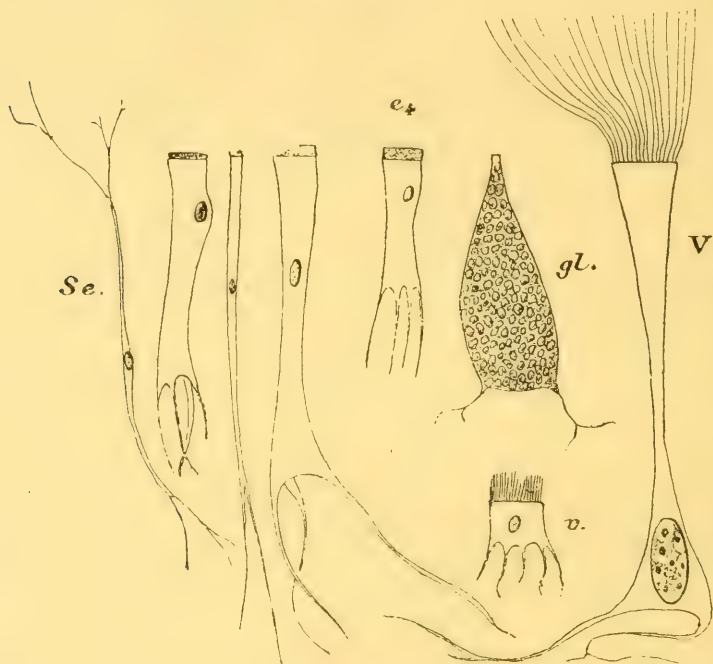


FIG. 35. — Formes diverses des cellules épithéliales chez les Aphroditien. — e_1 à e_4 Cellules de soutien. — $gl.$ Cellule glandulaire. — $Se.$ Cellule sous-épithémique. — V Cellule à cils vibratiles des branchies ou des cténidies, chez les Sigalionien. — $v.$ Cellule à cils vibratiles des parapodes, chez un Polynoinien.

KALLENBACH [83] avait observé la structure de l'épiderme décrite plus haut et avait décrit les alvéoles, réduits par la compression qu'exercent sur eux les cellules voisines à un très faible volume, comme autant de masses de tissu intercellulaire.

Dans certaines régions du corps, l'épiderme s'épaissit beaucoup et acquiert une structure alvéolaire plus nette par suite des dimensions plus considérables, absolument et relativement parlant, que prennent alors ses éléments glandulaires, dont la plupart sont

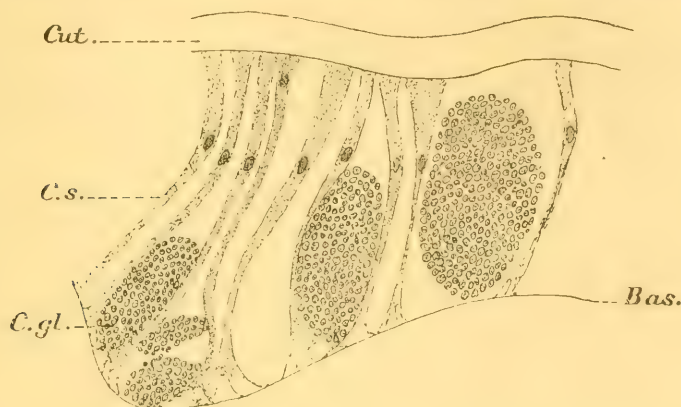


FIG. 36. — *Leanira Giardi* n. sp. Épiderme alvéolaire de la base de la branchie.

encore chargés de mucus. Des cellules sous-épidermiques se développent fréquemment en ces points. Parmi ces régions on peut citer le voisinage de l'orifice buccal (lèvres), la partie basilaire du cirre ventral, le cirrophore dorsal, les bractées parapodiales si développées chez les Sigalioniens, et, dans cette même tribu, la base de la branchie ; enfin, quoique souvent à un moindre degré, l'élytrophore et son homologue, le tubercule dorsal. La figure 36 représente un fragment de l'épiderme de *Leanira Giardi* au voisinage de la branchie et j'ai dessiné d'autre part (fig. 37) l'aspect que présente, chez *Acholoe astericola* l'épithélium du cirrophore dans une coupe tangentielle.

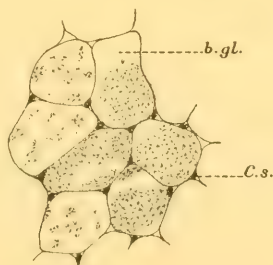


FIG. 37. — *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE. Coupe tangentielle dans l'épiderme du cirrophore dorsal.

C'est ici le lieu de signaler une particularité curieuse de l'organisation des Aphroditiens.

On sait que, typiquement, le cirrophore est défini comme une production saillante formée par l'évagination de tout le tégument.

Cette portion basilaire du cirre contient un diverticule de la cavité générale et, lorsque les auteurs parlent de la cavité du cirrophore, c'est à ce diverticule qu'ils font allusion.

Mais, chez les Aphroditiens, le cirrophore est creusé non plus d'une cavité, mais de deux ; il contient, comme d'ordinaire une évagination de la cavité générale du corps, limitée par les téguments ; comme d'habitude, l'épiderme s'est beaucoup épaissi dans la région terminale du cirrophore, de façon à faire hernie dans la cavité générale. Mais, dans l'épaississement, s'est creusée une cavité en forme d'outre, dont l'axe est confondu avec celui du cirrophore et dont l'ouverture serait dirigée vers le cirrostyle qui en forme en quelque sorte le couvercle, de façon telle que, si ce cirrostyle vient à disparaître, le contenu de la cavité peut s'épancher au dehors par l'ouverture ainsi formée à l'extrémité du cirrophore. Ainsi que je l'ai dit plus haut, l'épiderme du cirrophore a pris un caractère glandulaire très accentué et le mucus que secrètent ses cellules se déverse dans la poche en forme d'outre, ou l'on en observe parfois de grandes quantités.

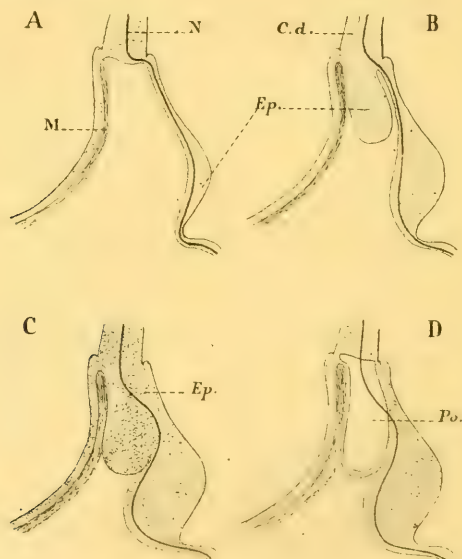


FIG. 38. — Cirrophore dorsal des Polynoiniens. Mode de formation hypothétique de la poche intraépidermique *Po*.

L'on retrouvera sur le schéma ci-contre les diverses formations dont il vient d'être parlé, le diverticule de la cavité générale, la

cavité intraépidermique ; le trajet du nerf du cirre a été indiqué et l'on voit qu'après avoir occupé dans le cirrophore une position latérale ce nerf s'infléchit et traverse obliquement la cavité pour gagner le centre de la base du cirrostyle dans lequel il prend, comme d'ordinaire, une position axiale. Son trajet reste donc entièrement intraépidermique. La série des chémas de la figure 38 indique en même temps le mode de formation probable de la poche intraépidermique du cirrophore.

Telle est, sommairement décrite, une disposition anatomique dont le premier exemple est, je crois, fourni par les Aphroditiens. On peut tirer des faits qui précèdent quelques conclusions que je vais maintenant indiquer.

Et d'abord, bien que la surface d'insertion du cirrostyle sur le cirrophore paraisse considérable on voit que, par suite de la structure du cirrophore, les deux parties du cirre ne sont en réalité reliées l'une à l'autre que par une mince membrane annulaire formant le bord de l'ouverture de la poche intraépidermique. Cela suffirait déjà à expliquer la caducité si grande des cirrostyles.

Mais, en outre, en raison de l'énorme développement des cellules muqueuses sur toute sa périphérie, on conçoit que cette poche puisse, lorsque l'animal est irrité, être remplie par le mucus qui, en la distendant, fait éclater ses parois suivant la ligne de moindre résistance, c'est-à-dire précisément au niveau de l'insertion du cirrostyle sur le cirrophore.

Nous avons donc là une double explication de la fragilité des cirrostyles, si fréquemment signalée par les auteurs qui ont étudié les Aphroditiens.

Je note, pour n'avoir plus à revenir sur ce sujet, que la structure décrite ici pour le cirrophore se retrouve encore, chez les Aphroditiens, dans les urophores (articles basilaires des urites, appendices du pygidium), dans les cératophores (articles basilaires des antennes) et dans les cirrophores des cirres tentaculaires dont deux sont, comme on sait, les cirres modifiés du premier segment somatique, tandis que le troisième est le cirre ventral du deuxième segment somatique.

Chez la plupart des Aphroditiens, ce n'est que dans les cirres ventraux des deux premiers segments que l'on trouve des cirrophores. Partout ailleurs, le cirre ventral est un simple stylode, c'est-à-dire, d'après la définition que PRUVOT et RACOVITZA ont donnée de ce

mot, une production épidermique pleine, à nerf central. Il y a toujours, au niveau du point d'insertion de ce cirre un épaississement

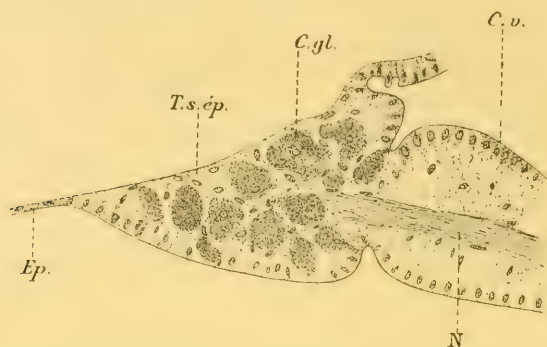


FIG. 39. — *Harmothoe arcolata* Gr. Coupe dans la base du cirre ventral.

épidermique à caractère glandulaire accusé. Chez *Harmothoe arcolata* Gr. une constriction annulaire se produit dans la partie inférieure du stylode (fig. 39) et l'on pourrait croire à l'existence d'un cirrophore distinct. Il n'en est rien, en réalité, et ici encore, le cirre tout entier est d'origine épidermique. Il n'en est plus de même chez *Acholoe astericola* et chez certains Sigalioniens, où il existe un cirrophore parfaitement caractérisé. Il s'est produit ici

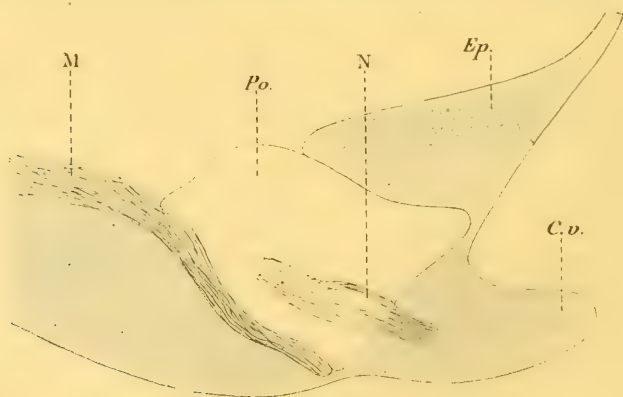


FIG. 40. — *Sthenelais* sp. Coupe dans la base du cirre ventral.

une évagination de toute la paroi dermo-musculaire du corps, contenant un diverticule de la cavité générale; mais, secondairement, ce diverticule a été comblé par le développement d'une

énorme glande épidermique, si bien qu'il semblerait au premier abord que l'on se trouve là en présence d'un cas absolument analogue à celui de l'*Harmothoe* par exemple. Mais l'existence d'un véritable cirrophore est révélée par celle des muscles qui viennent s'insérer sur le pourtour de la base du cirrostyle. On notera la présence d'une poche intra-épidermique de tous points comparable à celle que nous avons signalée plus haut dans le cirre dorsal (fig. 40).

Basale. — Nous avons déjà dit que, le plus souvent, la basale était formée par l'intrication des prolongements profonds des cellules épidermiques. Elle apparaît alors comme une couche à texture lâche et, dans cet état, elle échappe facilement aux regards à cause de son peu d'épaisseur et aussi parce que sa coloration est la même que celle des cellules au-dessous desquelles elle se trouve. Il est, par contre, certains cas où la basale, prenant un tout autre aspect, s'impose en quelque sorte à l'attention; elle tranche par sa teinte sur le fond général de la préparation et prend en outre un éclat spécial: elle présente alors l'aspect d'une cuticule et se comporte vis-à-vis des colorants, comme une cuticule. Ceci se présente plus particulièrement et avec le plus de netteté chez les Sigalioniens, dans la région de la ligne médiane ventrale et dans les régions avoisinantes et nous aurons occasion, en revenant plus loin sur la structure de l'épiderme en ce point, de constater que, dans ce cas encore, la basale est formée par l'enchevêtrement des filaments profonds de cellules d'origine épidermique. Mais ces divers filaments sont ici étroitement accolés en un tissu compact, d'aspect absolument homogène.

Gaine musculo-cutanée. — En général, chez les Annélides, l'épiderme est doublé, en dessous de la basale, par deux séries de muscles, les uns circulaires, les autres longitudinaux. Les Aphroditiens font exception à cette règle; il n'y a pas chez eux de fibres circulaires et, par suite, les muscles longitudinaux sont, ici, directement appliqués sur la basale. Ces muscles sont au nombre de quatre, deux dorsaux et deux ventraux. Les deux muscles longitudinaux ventraux sont toujours nettement séparés, chez les Polynoiniens et Sigalioniens, par le tissu épidermique périnervien qu'ils peuvent envelopper plus ou moins. Chez les Hermioniens, la

chaîne nerveuse s'étant séparée de l'épiderme, il n'y a plus à la face ventrale, dans le plan de symétrie, cette saillie épithélio-nerveuse signalée dans les deux groupes précédents; les muscles longitudinaux ventraux restent néanmoins bien distincts. Quant aux muscles dorsaux ils sont le plus souvent bien distincts l'un de l'autre (*Acholoc*, *Lepidonotus*, *Lagisca*, *Hermadion*, Hermioniens). Mais il peut arriver aussi qu'ils s'unissent sur la ligne médiane dans la plus grande partie de leur parcours (Sigalioniens).

Les muscles longitudinaux ventraux naissent dans le premier segment, en dessous de l'ouverture buccale et latéralement, dans ce que nous avons appelé les lèvres latérales; chacun d'eux présente plusieurs racines qui ne tardent pas à s'unir. En section transversale, la forme de ces muscles varie beaucoup, chez un même animal, suivant la région considérée. En avant, la section de chaque muscle, chez les Polynoiens et les Hermioniens est arrondie; à mesure

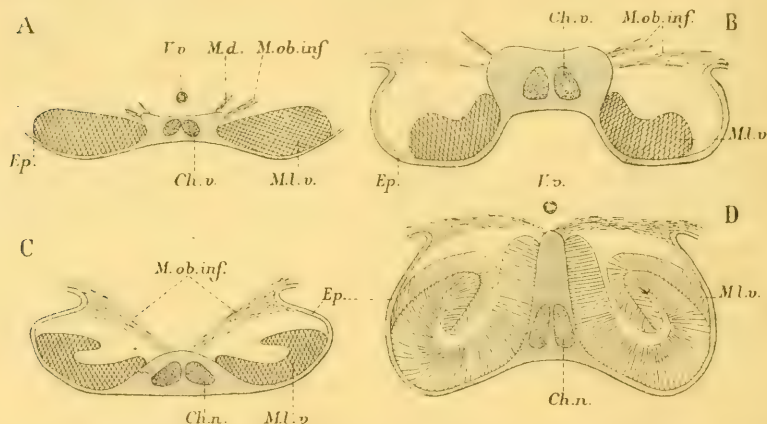


FIG. 41. — Dispositions relatives des muscles longitudinaux ventraux et du tissu périnervien.

A. Chez *Lepidonotus squamatus* L.

B. Chez *Leanira Giardi* n. sp., dans la région antérieure du corps, au dessous de la gaine pharyngienne.

C. Chez le même animal, au dessous de la trompe pharyngienne.

D. Chez le même animal, au dessous de l'intestin.

que l'on considère des régions plus éloignées de l'orifice buccal, le faisceau musculaire s'aplatit de plus en plus, pour finir par prendre, au delà du point où se termine la trompe une forme aplatie, ce qui correspond, pour le muscle lui-même, à une forme rubanée.

Chez les Sigalioniens les variations sont bien plus considérables

encore ; dans la région antérieure, la disposition rappelle beaucoup celle que nous avons signalée chez les Polynoiniens et, par une série d'intermédiaires on passe de cette forme à celle que l'on observe dans la plus grande partie du corps, à partir du point où débute l'intestin proprement dit jusqu'à l'extrémité postérieure. Comme on le voit (figure 41) chacun des muscles a ici une forme qui, au premier abord, paraît arrondie. En y regardant de plus près, on voit que l'on a encore à faire ici à un muscle rubané ; mais, le peu de largeur de la face ventrale ne lui permettant pas de s'étaler, le muscle s'est replié, enroulé sur lui-même ; ce phénomène s'est produit aux deux bords du ruban ; au bord externe, qui est venu buter contre la paroi du corps ; au bord interne, où le développement dans le sens latéral a été empêché par la présence du tissu épidermique périnervien ; et nous voyons ici la masse musculaire se mouler sur le contour de ce tissu épidermique et, s'appliquant toujours exactement sur la basale, remonter vers la face dorsale de la masse périnervienne, de façon à la recouvrir presque entièrement. Au contraire, chez les Polynoiniens à corps aplati, les muscles longitudinaux ventraux, s'étalant sur la face ventrale, suffisamment large pour permettre leur entier développement, s'accolent simplement par leur bord interne à la masse périnervienne, sans s'infléchir pour remonter le long des flancs de cette gaine épidermique de la chaîne nerveuse (figure 41 A).

Quant aux muscles longitudinaux dorsaux, ils prennent chacun naissance par deux racines, dont l'une est tout à fait latérale et dont l'autre est située derrière le lobe céphalique. Elles se réunissent rapidement pour former, chez les Polynoiniens, un faisceau unique, dont la forme, d'abord ovale, devient ensuite elliptique et enfin grossièrement triangulaire.

Chez les Hermioniens, les muscles dorsaux sont très réduits.

Chez les Sigalioniens, chaque muscle dorsal naît par deux racines, comme chez les Polynoiniens. Mais sa forme définitive est celle d'un demi-croissant, dont la pointe plongerait dans la cavité générale, tandis que la partie la plus épaisse, accolée à la basale, se trouve sur la ligne médiane dorsale ; les deux muscles, droit et gauche, étant ainsi juxtaposés, leur ensemble présente la forme d'un croissant à concavité tournée vers le tube digestif.

Nous devons enfin signaler chez quelques Polynoiniens la présence d'un petit groupe de fibres musculaires longitudinales courant, sur

toute la longueur du corps, au-dessus de la chaîne nerveuse ventrale. MALAQUIN [93] a déjà noté un fait analogue chez les Syllidiens.

En règle générale, chez les Aphroditiens, les muscles longitudinaux, tant dorsaux que ventraux, sont formés de fibres à contours triangulaires ou grossièrement arrondis, comme on peut le constater dans les sections transversales.

C'est seulement chez *Leanira Giardi* que j'ai pu observer dans ces muscles la disposition dite pennée; encore n'apparaît-elle que dans la partie postérieure, au delà de la trompe, au moment où les faisceaux ont acquis leur forme définitive.

Toutes les fibres qui composent ces différentes masses musculaires ont d'ailleurs la même structure; une substance corticale, contractile, entoure de toutes parts une masse centrale granuleuse enfermant un noyau. Chaque fibre est donc une cellule.

Je n'ai jamais pu apercevoir la moindre trace de striation dans aucune de ces fibres. J'incline donc à penser, avec ROHDE et JORDAN, que les striations décrites par SCHWALBE ne sont que des ondes de contraction et ne peuvent rappeler en rien les stries transversales des fibres musculaires des Arthropodes et des Vertébrés.

MUSCULATURE GÉNÉRALE.

A la partie supérieure de la masse épidermique qui, chez les Polynoiniens et Sigalioniens, enveloppe la chaîne nerveuse, ou, chez les Hermioniens, sur la basale de l'épiderme, au voisinage de la ligne médiane ventrale, s'insèrent par une de leurs extrémités deux séries de muscles: ce sont d'abord des muscles droits qui, par ailleurs, se rattachent à la partie dorsale du corps, au point où le muscle longitudinal dorsal se sépare de l'épiderme; ce sont ensuite des muscles obliques inférieurs dont certaines fibres s'insèrent à leur extrémité distale, à la base du parapode, tandis que d'autres s'engagent dans la cavité de ce parapode et, s'étalant sur ces parois, leur constituent un revêtement continu qui permet la contraction des diverses parties.

Nous désignerons, par contre, sous le nom de muscles obliques supérieurs ceux qui, partis du point où le muscle longitudinal dorsal se sépare de l'épiderme vont s'insérer sur la partie dorsale du pourtour de la base des parapodes.

La base de l'acicule ventral, qui est toujours le plus développé, est le sommet d'un cône de muscles qui permettent à cet acicule et, par suite, au parapode, une série très étendue de mouvements ;

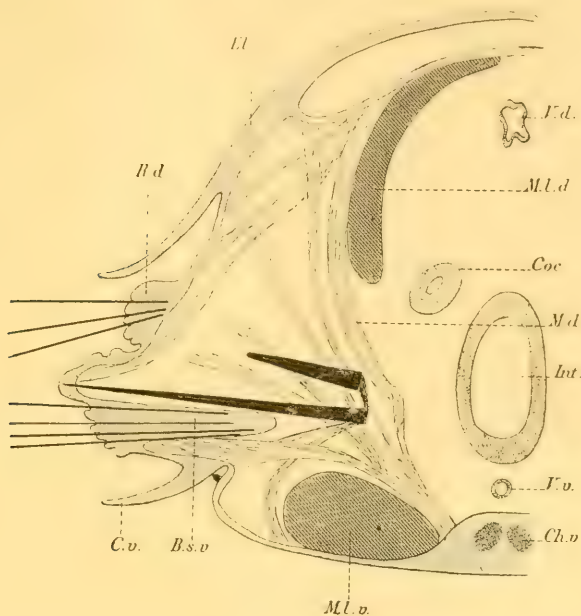


FIG. 42. — Projection sur un plan des principaux muscles d'un segment, chez un Polynoinien.

ces muscles s'insèrent, à leur autre extrémité, en différents points des parois somatiques, sur la face ventrale et sur le pourtour des parapodes principalement. La réunion, à la partie profonde de l'acicule, de ces divers muscles, forme là un coussinet assez épais.

Les muscles moteurs de l'acicule dorsal, beaucoup moins développés et beaucoup moins nombreux aussi, ne lui permettent que des mouvements moins étendus, en nombre plus restreint. Les bases des deux acicules sont d'ailleurs réunies par un muscle qui assure la coordination de leurs mouvements.

Chacun des deux bulbes sétigères est pourvu de deux séries de muscles ; les uns, s'insérant à la base de l'acicule du même nom que le bulbe considéré sont des rétracteurs ; les autres, rattachés à la paroi du parapode, sur le pourtour de l'orifice de sortie des soies sont au contraire des protracteurs.

Enfin, l'élytrophore a une musculature spéciale, destinée à assurer les mouvements de l'appendice qu'il porte. Tout d'abord un muscle dirigé d'arrière en avant et de dedans en dehors part de la face dorsale, se détachant du même point que les muscles obliques supérieurs et ses fibres s'étalent sur la paroi externe de l'élytrophore. Un autre faisceau s'insère sur les téguments au voisinage de la chaîne ventrale et distribue ses fibres à la paroi interne de l'élytrophore. Enfin des fibres musculaires sont tendues d'un point à l'autre du pourtour de l'attache élytraire, constituent au-dessous de l'élytre une sorte de diaphragme incomplet. On se rend facilement compte que l'action de ces divers muscles permet tous les mouvements de l'élytre.

ÉLYTRES.

Historique. — Les appendices, spéciaux aux Aphroditiens, que l'on désigne sous le nom d'élytres ont été pendant longtemps considérés à tort comme des organes respiratoires; l'on admettait, en effet, qu'ils étaient creusés d'une cavité et certains auteurs déclaraient même avoir vu, dans cette sorte de sac que constituait d'après eux l'élytre, des produits génitaux flottant dans le liquide de la cavité générale.

Ces idées erronées sur la structure des élytres ont eu cours jusqu'à une époque assez rapprochée de nous, puisqu'on les retrouve encore explicitement exprimées dans le mémoire de GRUBE [78] sur les Annélides des Philippines. Et il est permis, en passant, de s'étonner que DE BLAINVILLE, EHLERS, CLAPARÈDE aient soutenu la théorie de l'homologie du cirre et de l'élytre alors qu'ils se faisaient de la structure de ce dernier une idée telle que celle qui vient d'être exposée.

HASWELL [83] a constaté le premier qu'il existait toujours entre les deux couches épidermiques constituant la paroi du prétendu sac élytraire un tissu de fibres diversement disposées qui, morphologiquement, représentent pour lui la couche musculaire des téguments; il ne considère plus les élytres comme des appareils respiratoires.

JOURDAN [85 et 87] a étudié la structure de cet appendice chez l'*Hermione hystrix* SAV., chez la *Polynoe (Harmothoe) torquata*

CLPD. et chez la *Polynoe Grubiana* CLPD. (1) ; il s'est surtout occupé du plexus nerveux et des terminaisons sensibles ; en ce qui concerne les fibres déjà signalées par HASWELL entre les deux épidermes, il dit qu'elles vont d'une cuticule à l'autre et qu'elles ont la forme d'un fuseau très délié renflé à ses deux extrémités en un petit cône terminal qui traverse l'épiderme et s'applique par sa base sur la face interne de la cuticule ; ces fibrilles ont un aspect vitreux, une cassure nette, se colorent comme la cuticule et se comportent comme celle-ci vis-à-vis de la potasse caustique, de l'acide osmique et de l'acide azotique. En conséquence, JOURDAN considère les fibrilles comme des éléments anatomiques différents à la fois du tissu musculaire et du tissu conjonctif, comme des produits épithéliaux qu'il rangerait volontiers à côté des capsules, des basales, des membranes limitantes et des fibres de soutien de la rétine.

SOULIER [91] a fait des éléments anatomiques qui composent l'élytre chez *Aphrodite aculeata* et chez *Harmothoe torquata* CLPD. une étude rapide, sur laquelle je reviendrai plus loin.

Structure. — Comme l'on voit, tous les auteurs ont étudié l'élytre pris en lui-même, sans se préoccuper de ses relations avec le reste du corps de l'animal ; et l'on s'explique ainsi pourquoi l'on ne trouve nulle part affirmé d'une façon catégorique ce fait, essentiel pourtant, que *l'élytre est un organe exclusivement épidermique*.

L'étude de coupes en série permet de l'affirmer d'une façon certaine : l'élytre est tout entier compris entre la basale et la cuticule. L'examen des dessins de la fig. 43 suffira à nous en convaincre ; l'on voit en outre quelques différences dans le mode d'attaches de cet appendice sur son support ; chez les Sigalioniens où l'autotomie ne se produit que d'une façon tout à fait exceptionnelle (2) la base d'insertion est très large : elle comprend toute la surface de l'élytrophore (fig. 43 A) ; chez les Polynoiniens il s'est produit une poche intraépidermique en sorte que l'élytre n'est plus rattaché au corps que par une mince membrane annulaire ; encore

(1) *Polynoe Grubiana* CLPD. est une des nombreuses espèces qui tombent en synonymie avec *Lepidonotus clava* MONT.

(2) J'ai eu entre les mains plus de 100 échantillons de Sigalioniens appartenant à des espèces très diverses et fixés soit par l'acide acétique glacial soit par les liqueurs de FLEMING, de PERÉNYI, de RABL, soit par le sublimé acétique ; aucun d'eux n'avait perdu un élytre.

faut-il établir une différence à ce point de vue entre *Lepidonotus clava* MONT., forme à élytres assez solidement adhérents, et

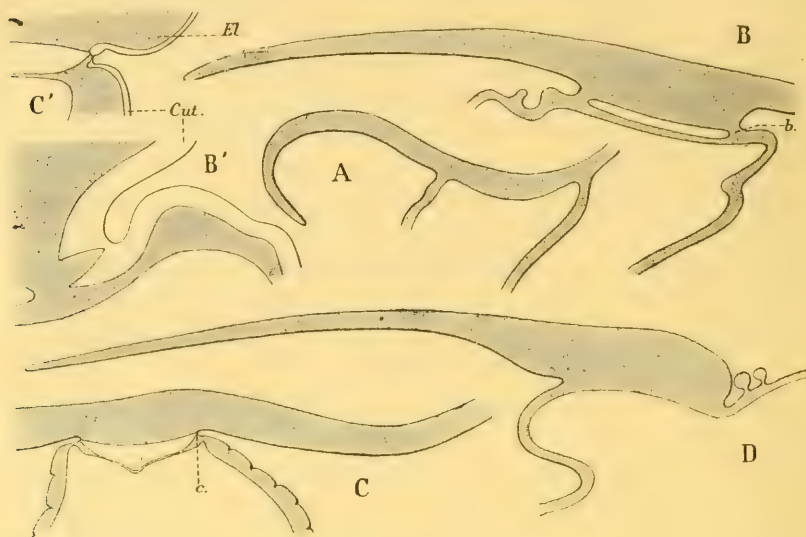


FIG. 43. — Mode d'insertion de l'élytre.

A. Chez *Leanira Giardi* n. sp.

B. Chez *Lepidonotus clava* MONT.

C. Chez *Harmothoe torquata* CLPD.

D. Chez *Hermione hystrix* SAV.

B' et C' représentent à un plus fort grossissement les régions b et c de B et C.

Harmothoe torquata CLPD. espèce des plus fragiles; (comparer les fig. 43 B' et 43 C'). Chez l'*Hermione hystrix* SAV. enfin (fig. 43 D) la surface d'insertion, très large, est reportée tout à fait à la partie externe de l'élytre.

Examinons maintenant cet élytre en lui-même.

L'étude des formes diverses qu'il peut présenter ne saurait trouver place ici; nous pouvons seulement constater que cette forme varie beaucoup selon l'animal étudié et, chez un même animal, suivant la place occupée sur le corps par l'élytre considéré. La surface peut être lisse ou hérissée de petits tubercules que PRUVOT et RACOVITZA [95] appellent des *scabrilles*; le bord est, ou non, pourvu de *franges* dont la forme varie beaucoup: c'est ainsi, pour ne citer ici que quelques types, que le bord de l'élytre est complètement lisse chez *Sthenelais limicola* EHL.; que, chez *Hermadion pellucidum* EHL.,

il porte des petits tubercules plus ou moins piriformes ; ailleurs, et c'est le cas par exemple pour la *Sthenelais ctenolepis* CLPD. et pour un grand nombre de Polynoiniens, les franges sont cylindriques, grêles et allongées ; enfin chez beaucoup de Sigalioniens ces appendices du bord de l'élytre se ramifient de façons diverses : chez *Leanira tenera* GR. ils sont bifurqués à leur extrémité ; j'ai représenté plus haut les franges ramifiées de l'élytre chez *Leanira Giardi*, *Sigalion squamatum*, *S. Mathildæ*.

Quant aux *scabrilles* leur forme varie depuis celle d'un petit tubercule hémisphérique à peine visible aux plus forts grossissements jusqu'à celle d'une massue hérissée d'épines, comme celles que l'on peut observer sur les élytres de *Lepidonotus clava* MONT. Il convient d'ailleurs de distinguer, avec JOURDAN, des *verrues*, simples éminences à surface recouverte d'une couche épaisse de chitine et diversement ornée, et des *papilles*, petits appareils tactiles à structure beaucoup plus complexe. Verrues et papilles n'existent jamais qu'à la face supérieure.

L'examen de l'élytre entier sous le microscope permet, dans beaucoup de cas, de constater l'existence d'un plexus nerveux s'irradiant à partir de l'élytrophore dans toutes les directions ; quand il existe des franges, il y a toujours un filet terminal de ce plexus qui pénètre dans chacune d'entre elles. L'on peut aussi constater par ce procédé l'existence sur chacune des faces de l'élytre d'un épiderme formé de cellules à contour polygonal.

Mais il faut pour se rendre un compte plus exact de la structure de ces organes avoir recours à l'étude des coupes.

Examinons donc une coupe dont le plan soit perpendiculaire à celui de l'élytre, chez *Harmothoe torquata* par exemple.

Au-dessous de la cuticule épaisse de la face supérieure nous trouverons l'épiderme alvéolaire, à alvéoles réduits ; puis vient un tissu fibrillaire interposé entre cet épiderme et celui de la face ventrale, au-dessous duquel nous apercevons encore une cuticule, beaucoup plus mince que sa congénère dorsale.

L'épiderme n'offre rien de particulier si ce n'est à la face dorsale les verrues et les terminaisons nerveuses, sur lesquelles nous reviendrons et, à la face ventrale, des cellules à mucus, particulièrement bien développées dans le type choisi, dans certaines régions du moins.

JOURDAN [85 et 87] n'a vu que l'une des deux séries d'éléments

qui constituent le tissu fibrillaire. Ce tissu est en effet formé : 1° par les fibrilles dont parle JOURDAN, et 2° par des cellules de soutien sous-épidermiques. Les fibrilles ne vont d'ailleurs pas d'une cuticule

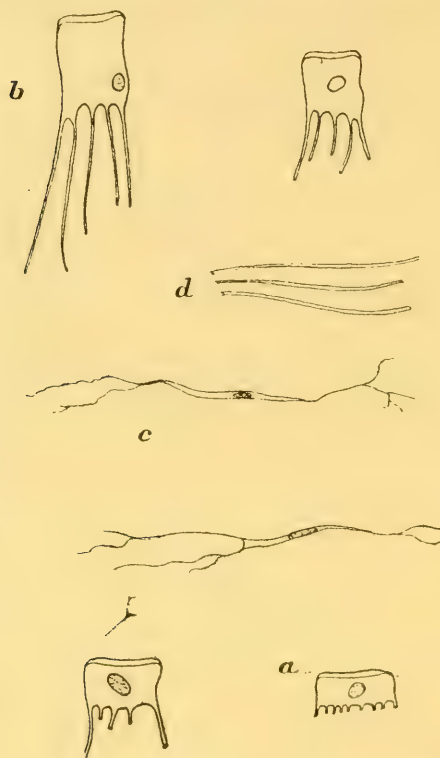


Fig. 44. — Éléments divers des tissus de l'élytre (dissociations).

a et *b* Cellules épidermiques.

c Cellules sous-épidermiques.

d fibrilles (JOURDAN).

à l'autre ; ce ne sont pas, du reste, des éléments distincts, mais seulement des dépendances de l'épiderme. Dans les dissociations l'on trouve très souvent des cellules du type *a* (fig. 44), plus rarement des cellules du type *b* (*ibid*), le tout entremêlé des fibrilles en question. Or, les filaments en lesquels se ramifie la partie profonde des cellules *b*, ont l'aspect hyalin, la rigidité, la cassure nette des fibrilles ; je pense donc que le type *b* est normal et que le type *a* est une forme dérivée de *b* par chute des fibrilles, chute causée sans doute par l'action brutale des aiguilles à dissocier ; ce qui me

confirme dans cette opinion, c'est que je n'ai jamais vu sur mes coupes une fibrille arrivant jusqu'à la cuticule, comme celles que JOURDAN a représentées [85, fig. 3] ; je me hâte d'ajouter que la fig. 6, Pl. III de son mémoire de 1887 laisse supposer qu'il est revenu sur sa première opinion à ce sujet. Je suis du reste en complet accord, sur ce point avec SOULIER [91] et mes résultats confirment encore les siens en ce qui concerne l'existence de fibro-cellules de soutien sous-épidermiques, telles que celle que j'ai

figurée (fig. 44, c); ces fibro-cellules m'ont paru faire défaut ou du moins être beaucoup plus rares au voisinage des bords de l'élytre.

Mais l'on voit combien JOURDAN avait raison de ranger les fibrilles au voisinage des membranes basales; la partie du tissu fibrillaire qu'elles constituent n'est somme toute qu'une membrane vitrée à structure lâche, dans les mailles de laquelle se sont logées les cellules sous-épidermiques.

Les terminaisons nerveuses dans les papilles de la face supérieure de l'élytre ont été étudiées par JOURDAN chez *Lepidonotus clava* MONT. Je les ai retrouvées exactement avec les mêmes caractères chez cette forme et chez *Harmothoe torquata* CLPD., *Lagisca rarispina* SARS, *LAG. extenuata* GR., *Hermadion pellucidum* EHL., *Lepidonotus squatinus* L. *Harmothoe areolata* GR. présentent

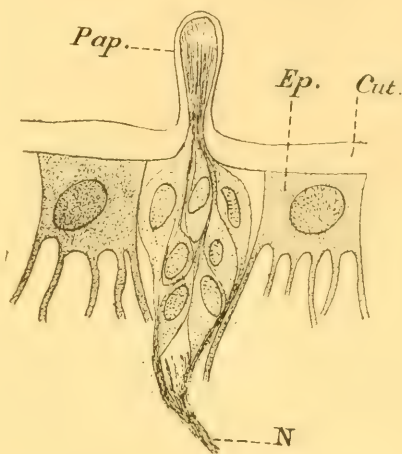


FIG. 45. — *Harmothoe torquata* CLPD. Papille sensitive de l'élytre.

aussi des papilles tactiles de forme à peine différente et du même type (fig. 45). Chez l'*Hermione hystrix* SAV. et l'*Acholoe astericola* DELLE CHIAJE les terminaisons m'ont paru très rares; elles sont d'ailleurs d'un type un peu différent, décrit chez la première de ces formes par JOURDAN [87] au mémoire duquel je renvoie. Chez les Sigalioniens, je n'ai jamais observé de terminaisons nerveuses à la surface de l'élytre; il est fort probable que dans ce dernier cas les franges suffisent à donner à l'élytre une sensibilité assez grande; ces organes reçoivent en effet, partout où ils existent, un filet nerveux qui peut se ramifier encore à leur intérieur.

Pour les verrues ce sont de simples excroissances sans fonctions sensorielles.

Rôle physiologique. — J'ai rappelé plus haut que pendant longtemps l'on attribua aux élytres un rôle respiratoire. Cette

opinion ne pouvait déjà plus être soutenue après les travaux d'HASWELL et de BOURNE et elle est, je crois, complètement abandonnée aujourd'hui.

Les élytres jouent cependant un rôle très important dans la vie de l'animal et peuvent remplir, simultanément ou successivement, différentes fonctions.

Nous avons vu, en étudiant la musculature, que des muscles venaient s'insérer en différents points du pourtour de l'élytrophore. C'est sous l'action de ces muscles que se produisent les mouvements des élytres, mouvements très peu étendus, mais très nets néanmoins. Il est facile, sur un Aphroditien au repos, de constater que chaque élytre s'élève et s'abaisse alternativement et que le mouvement se produit successivement sur les paires successives, de la première à la dernière ; le résultat est facile à prévoir : il se produit sur la face dorsale un courant d'eau continu, assez vif et c'est par suite dans un milieu externe sans cesse renouvelé que se trouvent placées les branchies lymphatiques de la face dorsale.

Il est presque inutile de faire remarquer que, en même temps qu'ils assurent ainsi, d'une façon indirecte, l'accomplissement, dans les meilleures conditions, de la fonction respiratoire, les élytres protègent plus ou moins la face dorsale qu'ils recouvrent en totalité ou en partie.

Leur innervation, toujours très riche, en fait des organes des sens et plus spécialement du sens tactile. Grâce aux papilles tactiles de leur surface et aux franges de leur bord ils peuvent remplacer au point de vue physiologique, le cirre dorsal dont leur apparition a empêché le développement.

Enfin, chez beaucoup de Polynoiniens, et chez *Polynoe cirrata* O. F. MULLER en particulier, les œufs, après la ponte, sont chassés, sans doute par le jeu des mouchets de cils vibratiles des parapodes, jusque sous les élytres ; c'est là qu'ils seront fécondés et qu'ils commenceront aussi leur évolution ; on comprend sans peine combien une pareille circonstance est favorable à leur développement.

En résumé.

Les élytres protègent la face dorsale.

Ce sont des organes sensitifs.

Leurs mouvements entretiennent sur le dos un courant d'eau continu dirigé d'avant en arrière.

Ils peuvent, dans certains cas, devenir de véritables organes incubateurs au même titre que les pléopodes des Arthrostracés.

A ces fonctions importantes, déjà nombreuses, peuvent, chez quelques Polynoiniens, s'en ajouter d'autres encore : je fais allusion ici à la phosphorescence des élytres et aux conséquences qu'elle peut avoir.

PHOSPHORESCENCE.

Nous avons signalé déjà ce fait que certaines espèces d'Aphroditiens peuvent émettre une lumière bleuâtre ou verdâtre, et présentent ainsi le phénomène de la phosphorescence.

Sur le fait en lui-même, il n'y a aucune contestation et nombreux sont les auteurs qui l'ont observé ; le premier en date est fort probablement FRÉMINVILLE [13] qui, parlant de l'*Aphrodite clavigera*, dit que cet animal (qui est certainement un Polynoinien) émet une lumière qui provient de la partie inférieure du corps.

Mais cette observation semble avoir passé inaperçue et l'on attribue en général à EHRENBURG [31] la découverte de la phosphorescence chez les Aphroditiens ; il a signalé dans la Baltique un animal qu'il désigne sous le nom expressif de *Polynoe fulgurans* ; la description qu'il en donne ne permet pas de voir à quelle forme il a pu avoir à faire.

Plus tard, DE QUATREFAGES [50a], après avoir donné, d'après VAN BENEDEN, un tableau où se trouvent indiquées les diverses espèces d'Invertébrés chez lesquelles la phosphorescence a été constatée, ajoute : « Nous croyons que cette liste est loin d'être complète ; nos observations personnelles nous permettent d'y joindre au moins deux espèces de *Polynoe*.... ». L'auteur résume ensuite les opinions de ses prédécesseurs sur les causes du phénomène ; pour lui, il pense que la lumière se produit, chez les animaux vivants, de deux manières :

1° Par la sécrétion d'une substance particulière suintant soit du corps entier, soit d'un organe particulier ;

2° Par un acte vital d'où résulte une production de lumière pure et indépendante de toute sécrétion matérielle.

Et, d'accord en cela avec EHRENBURG, DE QUATREFAGES voit dans la phosphorescence des Annélides un phénomène purement

vital ; mais, tandis qu'EHRENBURG a décrit chez *Polynoe fulgurans* un organe spécial émettant la lumière, le savant français n'a jamais aperçu de semblables appareils ; il avait déjà indiqué, dans un mémoire antérieur [43], que « les muscles seuls, et plus particulièrement les muscles des pieds » lui ont paru présenter le phénomène de la phosphorescence, au moment de la contraction.

PANCERI [74,75] s'étonne que le phénomène en question n'ait pas été étudié chez les Aphroditiens et ne comprend pas que l'on n'ait pas constaté qu'il a un siège localisé et exclusif, les élytres. D'après lui, les élytres et eux seuls, s'illuminent lorsqu'on irrite l'animal ; l'irritation se transmet de proche en proche à partir du point touché, amenant la phosphorescence ; les élytres autotomisés continuent à luire quelque temps et l'animal privé de ces appendices n'émet plus aucune lumière. PANCERI croit pouvoir déduire de là que, chez les Aphroditiens, il n'y a pas sécrétion d'une matière lumineuse, comme cela a lieu chez les autres Annélides phosphorescents (*Chaetopterus*, *Odontosyllis*, *Polycirrus*) ; et il dit avoir constaté qu'en effet il n'existe pas, chez ces animaux, de glandes capables de sécréter un mucus lumineux ; il ne doute pas que la lumière n'émane des nerfs et, par ainsi, se trouve amené à la même conclusion que les deux auteurs précédemment cités, dont il ne connaît pas les travaux, à savoir que la phosphorescence des Aphroditiens est un acte purement vital, indépendant de toute sécrétion matérielle.

MAC-INTOSH [76a] dit que l'*Harmothoe lunulata* a une belle phosphorescence qui, lorsqu'on irrite l'animal, apparaît à la base des pieds, pendant un temps assez long, et que souvent l'on aperçoit des éclats de lumière au moment où l'on plonge ce Polynoinien dans l'alcool.

GIARD [82] signale la phosphorescence chez une *Polynoe* commensale des Synaptes ; il s'agit du *Lepidonotus* dont j'ai parlé déjà et qui émet une lumière bleu turquoise d'un éclat incomparable, visible en plein jour.

HASWELL [83] constate que, chez certains Polynoiniens les élytres peuvent devenir phosphorescents.

KALLENBACH [83] a vu que *Polynoe cirrata* O. F. MÜLLER émet une lumière assez vive.

JOURDAN [85] a montré que, chez *Harmothoe torquata* CLPD la région de l'élytre où se produit la phosphorescence présente des

cellules offrant tous les caractères de cellules à mucus et faisant partie de l'épiderme de la face inférieure. Ainsi donc, la luminosité serait liée, chez cet animal, comme chez les autres Annélides où elle a été signalée, à l'existence de cellules secrétant un mucus spécial.

Enfin HAECKER [94] a vu chez la larve d'une *Harmothoe (reticulata)* CLPD (?), dans la papille ventrale, une cellule présentant tous les caractères d'un élément à mucus lumineux.

L'on voit, somme toute, que les divergences entre les auteurs portent sur les deux points essentiels suivants :

1^o La détermination du point où se produit le phénomène lumineux ;

2^o La nature et les causes de ce phénomène.

Comme je l'ai dit plus haut, j'ai moi-même observé la phosphorescence chez un certain nombre d'Aphroditiens, dont je rappelle ici les noms : *Lagisca extenuata* GR., *L. rarispina* SARS, *Harmothoe torquata* CLPD et *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE.

Ces divers animaux n'émettent qu'une lumière assez faible ; il faut, pour en constater la production, se placer dans une demi-obscurité, et pour étudier le phénomène il m'a fallu expérimenter dans une chambre noire. J'ai pu ainsi observer tout d'abord que les élytres et eux seuls s'illuminent lorsqu'on irrite l'animal ; ces appendices peuvent d'ailleurs émettre la lumière soit par toute leur surface (*Acholoe*) soit par une partie seulement, située en dehors de l'élytrophore (les trois autres formes).

J'opérais, naturellement, par tâtonnement, cherchant dans l'obscurité à toucher l'Annélide avec le bout d'une allumette ; et dans mes premières expériences je fus souvent victime d'une illusion qui me montra bien le rôle défensif de la phosphorescence ; lorsqu'après une première atteinte quelques élytres s'étaient illuminés, j'essayais instinctivement, en irritant ces appendices devenus visibles de renouveler le phénomène et de lui donner plus d'extension ; je ne songeais plus à la faculté d'autotomie que présentent toutes les formes énumérées plus haut, et dont elles usent largement en pareille circonstance : tout élytre lumineux est aussitôt autotomisé. Et c'est là une condition qui n'est pas sans présenter de grands avantages pour le Polynoinien ; il y a évidemment chez lui un perfectionnement de ce moyen de défense que GIARD a désigné sous

le nom d'*autotomie évasive*, en ce sens que la partie sacrifiée attire et retient l'attention de l'ennemi, grâce à l'éclat qu'elle prend.

Chez toutes les formes qui m'ont présenté la phosphorescence existaient dans l'épiderme de la face inférieure de l'élytre et précisément au point qui devenait lumineux, des cellules à mucus bien développées; aussi ne puis-je admettre la théorie de PANCERI: et je crois avec JOURDAN que chez les Polynoiens phosphorescents comme chez tous les Annélides phosphorescents, la production de lumière est liée à la sécrétion d'un mucus, secrété par les cellules que j'ai signalées. Il m'est d'ailleurs arrivé à diverses reprises de voir sur mes instruments ou sur mes doigts des traces de luminosité lorsque je venais de préparer quelques-uns des animaux cités plus haut; les élytres caducs restent en pareil cas adhérents aux objets qu'ils rencontrent et peuvent y déposer un peu du mucus auquel ils doivent leur éclat.

Malgré les résultats très concordants de mes observations, je suis tout disposé à admettre que la production de mucus lumineux n'est pas partout localisée dans l'élytre; il n'y a rien d'impossible à ce que dans des régions où l'épiderme a pris un grand développement et où il est littéralement bourré de cellules glandulaires énormes la sécrétion de ces éléments soit douée de phosphorescence: la papille néphridienne, la base du cirre ventral pourraient donc, chez des formes autres que celles que j'ai vues, devenir lumineuses et ceci expliquerait très bien le désaccord apparent entre les observations de FRÉMINVILLE, d'A. DE QUATREFAGES et de MAC-INTOSH d'une part et celles des autres auteurs, d'autre part.

CAVITÉ GÉNÉRALE.

Chez les Aphroditiens, comme chez tous les Annélides d'ailleurs, la cavité générale est divisée en un certain nombre de chambres par des cloisons transversales qui ont reçu le nom de dissépiments; comme ces dissépiments se trouvent placés à la limite des anneaux successifs composant le corps, la cavité est divisée en autant de chambres qu'il y a de segments.

Dissépiments. — Les dissépiments sont en général concaves vers l'avant; je n'y ai jamais rencontré de fibres musculaires bien développées sauf, chez quelques types, dans la région supérieure

deux séries d'éléments musculaires développés en ce point forment un collier dans lequel passe le vaisseau dorsal ; mais le plus souvent les dissépiments m'ont paru simplement composés de cellules pavimenteuses présentant sur celle de leurs faces qui borde la cavité générale de nombreux cils vibratiles dont le mouvement constant provoque un tourbillonnement continu du liquide cavitaire. La cloison formée par chacun des dissépiments n'est d'ailleurs pas complète : des fenestrations qu'elle présente permettent l'intercommunication des contenus de deux anneaux successifs.

Amas lymphatiques. — Chez les Hermioniens, les dissépiments, comme aussi les différentes membranes péritonéales qui recouvrent divers organes présentent de nombreux petits amas de cellules que CUÉNOT [91] a désignés sous le nom de glandes lymphatiques. Je n'ai pu les étudier chez l'*Hermione* dont je n'ai eu à ma disposition aucun exemplaire vivant ; je les ai, par contre, retrouvés sans peine chez l'*Aphrodite* avec tous les caractères qui leur ont été assignés par CUÉNOT. Ce sont donc, comme il le dit, de petits groupes de cellules dans lesquels les éléments de la périphérie ont une forme amiboïde et émettent de nombreux pseudopodes (fig. 46) Quelques-uns des éléments peuvent contenir des globules graisseux ou des produits de réserve, ou enfin des produits d'excrétion. Il est d'ailleurs facile de se rendre compte du rôle de ces éléments ou du moins d'un de leurs rôles : il suffit d'injecter dans la cavité générale une petite quantité d'eau de mer tenant en suspension des particules de carmin aussi fines que possible. En disséquant l'animal au bout de quelques heures et en portant un lambeau de dissépiment sous le microscope on retrouve sans peine dans les cellules péritonéales amiboïdes les grains de carmin qu'elles ont absorbés en raison de leur pouvoir phagocytaire. J'ai d'ailleurs eu l'occasion de constater maintes fois des faits analogues au début de mes recherches sur l'excrétion : des solutions mal faites tenaient en suspension des

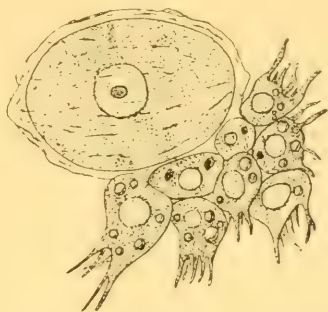


FIG. 46. — *Aphrodite aculeata* L.
Amas lymphatique de la paroi
péritonéale.

particules solides des colorants étudiés et, tandis que la substance dissoute était absorbée par divers organes que je signalerai plus loin (cœcums ou néphridies, suivant le cas), les particules solides étaient ingérées par les cellules amiboïdes péritonéales. Ceci prouve, une fois de plus, qu'il n'y a pas, dans la phagocytose, de sélection analogue à celle qui s'opère dans l'excrétion et que tout corps solide introduit dans la cavité générale peut être englobé par les phagocytes, sous la seule condition que son volume ne soit pas trop considérable.

Liquide coelomique. — CUÉNOT [91] dans le chapitre de son travail consacré aux Annélides indique que, chez la grande majorité des Chétopodes, le liquide de la cavité générale ne contient qu'une seule sorte d'éléments figurés, les amibocytes, isolés ou formant des amas plus ou moins volumineux.

C'est le cas, en effet, chez la plupart des Aphroditiens, si j'en juge par ceux que j'ai pu étudier. Chez les différents Hermioniens, Polynoiniens et Sigalioniens que j'ai examinés, le liquide de la cavité générale, incolore, peu riche en albumine, charrie toujours des éléments figurés, également incolores, de taille variable suivant l'espèce ; lorsque l'animal est suffisamment transparent on peut voir ces corpuscules tourbillonner dans le liquide coelomique sous l'action des cils péritonéaux ; ils ont, en général, une forme elliptique ou arrondie et n'émettent que peu de pseudopodes.

J'ai, à diverses reprises, tenté d'injecter dans la cavité générale de Polynoiniens transparents une très faible quantité d'encre de Chine. L'expérience ne réussit que fort rarement, les formes étudiées (*Lagisca rarispina* Sars; *Hermadion pellucidum* Ehl.) s'autotomisant avec une extrême facilité ; deux ou trois échantillons qui avaient supporté l'opération m'ont cependant permis de m'assurer que les corpuscules noirs très fins ainsi introduits dans la cavité générale sont englobés par les amibocytes.

CUÉNOT dit qu'il n'a pu observer que très peu d'amibocytes chez l'*Hermione* et point du tout chez l'*Aphrodite* : une goutte du liquide cavitaire, examinée au microscope, ne lui a montré dans ce dernier cas que quelques granules de graisse (et des produits génitaux au moment de la reproduction).

N'ayant eu à ma disposition que des *Hermione* fixées et qui, au

moment de la fixation, avaient dû perdre, par les larges déchirures des téguments qu'amènent les contractions brusques de l'animal, une quantité considérable de liquide cavitaire. Je ne puis rien dire sur le nombre des amibocytes dans cette espèce.

En ce qui concerne l'*Aphrodite*, que j'ai pu examiner à loisir à Cette, j'ai vu bien souvent flotter dans le liquide cavitaire de cet animal des corpuscules, parfaitement arrondis il est vrai, mais qui présentaient tous les autres caractères des amibocytes : pourvus d'un noyau assez volumineux, ils renfermaient dans leur protoplasme des gouttelettes réfringentes rappelant absolument celles que CUËNOT décrit dans les amibocytes de diverses formes et considère comme autant d'amas de ferment albuminogène. J'ai vu, mais plus rarement, de semblables corps présentant la forme amiboïde et il m'est arrivé de trouver dans le liquide cavitaire d'une *Aphrodite* injectée au carmin un pareil amibocyte qui avait englobé un grain de la matière colorante (fig. 47).

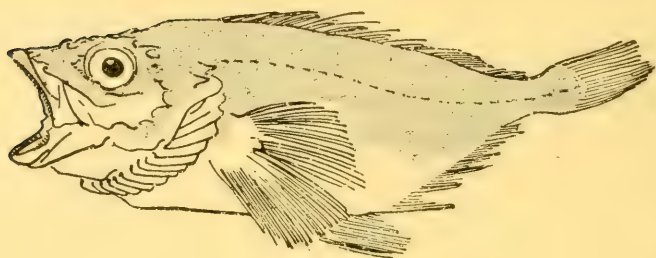


FIG. 47. — *Aphrodite aculeata* L. — Amibocytes.

Après avoir constaté, chez l'*Aphrodite*, la présence des amas lymphatiques dont nous avons parlé plus haut. CUËNOT dit que l'on s'explique, en voyant le rôle phagocytaire que jouent leurs éléments, l'absence complète des amibocytes qui, au point de vue physiologique, sont remplacés par les cellules amiboïdes péritonéales. Ce qui précède montre que la suppléance des amibocytes par les cellules des glandes lymphatiques n'est que partielle ; ces dernières finissent par se détacher pour flotter librement dans le liquide coelomique. Outre les preuves directes données plus haut, j'en trouve une preuve indirecte dans ce fait que l'on retrouve dans le tissu entourant le système nerveux de l'*Aphrodite* des corpuscules jaunâtres, analogues à ceux que l'on peut voir, au même point, chez beaucoup d'Annélides ; ces corpuscules, qui ont intrigué beaucoup de zoologistes, ont été étudiés par RACOVITZA [95] : il a montré que ce sont des amibocytes qui, chargés de produits de déchet, viennent se loger dans les mailles du tissu de soutien du système nerveux.

Chez tous les Aphroditiens que j'ai examinés, j'ai trouvé de semblables amibocytes au sein de la névroglie, soit dans l'encéphale soit dans la chaîne ventrale.

En ce qui concerne les amibocytes des Polynoiniens et Sigalioniens leur formation m'a paru localisée sur les vaisseaux ventral et dorsal ; elle a lieu aux dépens du revêtement péritonéal de ces troncs vasculaires.



Chapitre VI.

SYSTEME NERVEUX.

Historique. — Le premier ouvrage où il soit fait mention d'un système nerveux chez un Annélide est celui de PALLAS [1768] et les recherches de cet auteur ont porté sur l'*Aphrodite aculeata* L. La figure 9 de la planche VII des « *Miscellanea zoologica* » donne une représentation approximative des parties essentielles du système nerveux de cet animal.

Nous nous bornerons à mentionner les travaux de CUVIER qui, étudiant lui aussi l'*Aphrodite*, n'alla guère plus loin que PALLAS et constaterons en outre que GRUBE [38] n'ajouta pas non plus beaucoup à nos connaissances sur le sujet ; la figure qu'il donne de la chaîne nerveuse ventrale est défectueuse à plusieurs égards.

Par contre, les travaux de DE QUATREFAGES [50 b] marquent un progrès sérieux : il a étudié, parmi les Aphroditens, l'*A. aculeata* L. et le *Lepidonotus squamatus* L. Il décrit et figure le système nerveux de ces animaux, indique d'une façon précise la position et la forme des parties centrales (encéphale, connectifs, chaîne ventrale), l'origine apparente et la distribution des nerfs qui en partent. C'est à lui, enfin, que l'on doit la démonstration de l'existence, chez la plupart des Annélides, d'un système nerveux proboscidien (ou stomato-gastrique) ; mais il n'a pu reconnaître son existence chez le *Lepidonotus squamatus*.

L'on ne s'était jusqu'alors occupé que de l'anatomie du système nerveux et la partie histologique de son étude avait été négligée.

FAIVRE, le premier, combla cette lacune. De nouvelles études histologiques furent faites plus tard par LEYDIG. Enfin nous devons citer les travaux de PRUVOT [85], de ROHDE [87], de B. HALLER [89] et, en ce qui concerne plus spécialement la partie supra-œsophagienne du système nerveux, le beau mémoire de RACOVITZA [96].

Disposition générale. — On sait que, chez tous les Annélides, le système nerveux se compose d'une masse située dans le lobe céphalique et que nous désignerons par la suite sous le nom

d'*encéphale* (1), et d'une *chaîne ventrale*, réunies par deux *connectifs périœsophagiens*.

De l'encéphale partent un certain nombre de nerfs se rendant aux différents appareils sensitifs que peut porter le lobe céphalique.

De la chaîne ventrale se détachent dans chaque segment des nerfs destinés aux divers organes.

Le système nerveux stomato-gastrique présente toujours un développement en rapport avec celui que montre la région proboscidiennne du tube digestif.

Le système nerveux des Aphroditiens est construit sur ce plan.

Nous allons en étudier successivement les diverses parties, encéphale, connectifs, chaîne ventrale. Un paragraphe spécial sera réservé à la description du système nerveux proboscidien, bien développé ici comme la trompe qu'il innerve, un autre à l'étude des divers appareils sensitifs.

ENCÉPHALE.

L'on peut, par l'emploi des seules méthodes de l'anatomie macroscopique, arriver à constater, ainsi que l'ont fait avec des succès divers PALLAS, CUVIER, GRUBE, DE QUATREFAGES, que l'encéphale des Aphroditiens se présente sous la forme d'une masse arrondie dont la partie antérieure émet un nerf pour chaque antenne, d'où se détachent en outre les nerfs des palpes et, dans la région postérieure, les connectifs œsophagiens. Dans l'immense majorité des cas les yeux paraissent appliqués sur la masse nerveuse, en sorte qu'il ne saurait être question d'un nerf optique dégagé de l'encéphale; dans quelques formes, cependant, chez les Hermioniens où ces yeux sont portés sur un pédoncule plus ou moins long, l'axe de cet ommatophore est occupé par un nerf émané de l'encéphale.

Comme l'on voit, les données fournies par ce mode d'investigation, alors même qu'il est appliqué à l'étude du système nerveux des Polychètes par des observateurs aussi habiles que DE QUATREFAGES, se réduisent à peu de choses: nous sommes renseignés sur la

(1) Cette masse supra-œsophagienne a reçu divers noms; elle est couramment désignée sous ceux de ganglions cérébroïdes, de cerveau. La dénomination que j'adopte ici a été proposée par RACOVITZA [96] qui a, en même temps, précisé le sens des mots *cerveau* et *ganglion*, tels qu'ils seront employés par la suite.

position de l'encéphale, sur sa forme générale, sur l'origine *apparente* des nerfs qu'il émet. L'on ne saurait demander davantage à une méthode d'étude somme toute assez grossière et il est permis d'affirmer avec RACOVITZA [96] que, à l'heure actuelle, on ne peut étudier utilement le système nerveux des Polychètes que par les coupes, même si l'on se place au point de vue topographique.

C'est en effet en comparant les résultats qu'a fournis l'emploi de cette méthode, appliquée à l'étude de l'encéphale dans diverses familles de Polychètes, que RACOVITZA est arrivé à établir que l'on est en droit de subdiviser le lobe céphalique des Polychètes en trois régions formées par des aires sensitives avec leurs organes des sens et les masses nerveuses qu'elles ont produites; les masses fondamentales, qu'il appelle *cerveau antérieur*, *cerveau moyen*, *cerveau postérieur* sont produites par les aires sensitives et se retrouvent partout avec les mêmes rapports; il peut exister des *ganglions* spécialisés, produits par les organes des sens, mais ils sont toujours surajoutés aux masses fondamentales et dans un ordre strictement le même, les ganglions palpaire au cerveau antérieur, les ganglions optiques et antennaires au cerveau moyen, les ganglions nucaux au cerveau postérieur.

Comme conclusion à l'exposé de cette théorie, RACOVITZA analyse un certain nombre de travaux de ses prédécesseurs, portant sur des familles que lui-même n'a pas étudiées, et montre comment les résultats consignés dans ces mémoires peuvent être interprétés à l'appui de la théorie qu'il soutient. Je crois devoir reproduire ici la partie de cette analyse qui a trait aux Aphroditien.

APHRODITIENS. — Plusieurs auteurs se sont occupés de cette famille et, de leurs descriptions et figures, on peut nettement établir la présence du cerveau antérieur et moyen. KALLENBACH (83) décrit sommairement chez *Polynoe cirrata* deux « Kleinzellige Hämispähren » qui ne sont autre chose que les ganglions palpaire du cerveau antérieur. ROHDE (87) retrouve ces ganglions chez de nombreuses formes et les nomme « Hutpilz » (?), en les considérant comme formés de noyaux nerveux (?). Il trouve en outre deux ganglions, l'un supérieur, l'autre inférieur, qui, à en juger d'après ses figures, correspondent certainement, de par les nerfs qui en partent, au cerveau moyen et au cerveau antérieur. d'autant plus que les connectifs prennent naissance, par une racine de chaque côté, dans chacun de ces ganglions. Quant à ce qu'il appelle « Hirnhörner », autres ganglions du cerveau, ils n'existent certainement pas en réalité et doivent être considérés comme une erreur d'interprétation. HALLER (89), chez la *Lepidasthenia*, décrit aussi le ganglion palpaire et le déclare, avec raison, homologue des formations semblables des *Archiannelides* (FRAIPONT), du *Polyophthalmus* (MAYER), des *Nephthys* et *Staurocephalus* (PRUVOT); le ganglion

donne des fibres aux connectifs, comme le fait aussi la grosse masse centrale de grandes cellules, qui n'est autre que le cerveau moyen. PRUVOT et RACOVITZA (95) découvrent aussi l'organe nucal et le cerveau postérieur chez les Acoëtides et Sigalionides. Les Aphroditiens ont donc aussi les trois régions parfaitement caractérisées.

Il résulte immédiatement de là que, parmi les auteurs qui ont étudié l'encéphale des Aphroditiens, aucun, avant PRUVOT et RACOVITZA [95] n'a reconnu l'existence de trois cerveaux qui, d'après ce dernier, constituent typiquement, par leur réunion, l'encéphale des Polychètes. Il suffit d'ailleurs de se reporter au travail cité par RACOVITZA pour constater que PRUVOT et lui ont en réalité décrit l'organe nucal chez un Sigalionien dont ils n'ont pas étudié l'encéphale et le cerveau postérieur chez un Acoëtien sur le lobe céphalique duquel ils ne signalent pas d'organe nucal. Je rappelle, en outre, qu'il a été démontré plus haut que le prétendu organe nucal de *Sthenelais Idunæ* RATHKE que j'ai retrouvé aussi chez *Sth. fuliginosa* CLPD., est en réalité une dépendance du deuxième segment somatique.

Quant aux autres auteurs cités par RACOVITZA, les uns, comme KALLENBACH [83] n'ont fait de l'encéphale qu'une étude vraiment trop sommaire ; les autres (ROHDE [87], HALLER [89]) ont eu surtout en vue, dans leurs recherches, la solution de questions très délicates d'histologie fine et ont par suite un peu négligé la partie morphologique.

Il m'a donc paru intéressant d'étudier l'encéphale des Aphroditiens au point de vue topographique et de voir si le schéma établi par RACOVITZA s'applique aussi à cette famille.

Avant d'exposer les résultats de cette étude, je crois devoir rappeler ici ce que j'ai dit plus haut à propos de l'organe nucal ; cet appareil sensitif me paraît faire complètement défaut chez les Aphroditiens que j'ai étudiés ; il n'a jamais été fait mention d'un semblable organe chez aucun autre Aphroditien que la *Sthenelais Idunæ* RATHKE, où il n'existe pas en réalité, comme je l'ai prouvé ; et aucun des types que j'ai examinés ne m'en a montré la moindre trace. Avec RACOVITZA [96], je conclus de là que « l'organe nucal paraît ne pas exister chez tous les types de la famille des Aphroditiens ».

Dès lors, si l'on admet — ce que je fais complètement pour ma part — la théorie de KLEINENBERG d'après laquelle le centre nerveux est produit par l'organe qu'il innerve, l'on doit s'attendre à ce que

l'encéphale des Aphroditien soit dépourvu de cerveau postérieur ; c'est en effet ce qui arrive, ainsi que nous le verrons plus loin.

Il y a donc, chez les Aphroditien, disparition du cerveau postérieur. Ces Polychètes sont-ils les seuls chez lesquels on puisse constater une semblable réduction de l'encéphale ? Non, puisque d'après RACOVITZA [96], l'encéphale du *Spinther miniaceus* est réduit au seul cerveau moyen, innervant les quatre yeux et les deux antennes, seuls appareils sensitifs que porte le lobe céphalique de cet animal.

Recherchant les causes de cette déformation si profonde du lobe céphalique de *Spinther*, RACOVITZA admet qu'elle doit être attribuée à la vie sédentaire de l'animal, qui se fixe dans les oscules d'éponges dont la chair constitue son unique nourriture : « cet animal est un véritable parasite et il a subi le sort commun de ces formes, c'est-à-dire une réduction très forte du système nerveux ».

Or, il résulte de ce que nous avons dit sur les mœurs des Aphroditien que, comme le *Spinther*, bien qu'à un moindre degré, ces animaux mènent une vie sédentaire ; nous avons vu aussi que beaucoup de Polynoinien ont une remarquable tendance à s'installer en parasites sur les animaux les plus divers ; les Hermioniens et les Sigalionien sont des animaux fouisseurs, à vie d'ailleurs peu active. Les causes déterminantes qui ont amené la réduction du lobe céphalique et de l'encéphale chez le *Spinther* se retrouvent donc ici, atténuées, et elles ont agi dans le même sens.

Polynoinien. — Examinons d'abord des coupes longitudinales dans le lobe céphalique d'*Harmothoe areolata* GR. (fig. 48). Nous reconnaitrons sans difficultés l'existence d'un cerveau moyen et d'un cerveau antérieur ; dorsalement par rapport à ces deux masses se trouve un amas de petites cellules qui n'est autre chose que l'un des « kleinzellige Hämispähren » signalés par KALLENBACH [83] ; on sait par ce qui précède que RACOVITZA voit dans chacun de ces hémisphères un ganglion palpaire ; en réalité, nous avons à faire là à la réunion de deux ganglions spécialisés des organes des sens et, comme le montrent les figures, chacun de ces hémisphères est constitué par la juxtaposition étroite de deux masses de petites cellules ; la masse postérieure, située au-dessus du cerveau moyen est un ganglion optique, la masse antérieure un ganglion palpaire. Si, dans les figures 48 A et 48 B la limite précise entre les deux ganglions est assez difficile à établir, nous voyons que dans la

figure 48 C qui représente une coupe de la même série mais dont le plan est plus voisin du plan de symétrie de l'encéphale, ces deux ganglions sont, au contraire, nettement séparés; chacun d'eux doit avoir la forme de « *Hutpilz* » (champignon à chapeau, bolet) que ROUDE [87] assigne à leur ensemble, le « chapeau » étant formé par la masse de petites cellules qui coiffe un pédoncule constitué par les fibres nerveuses; le ganglion optique donne des fibres au nerf optique et au cerveau moyen; le ganglion palpaire est réuni par des fibres au cerveau antérieur et contribue en outre à l'innervation du palpe.

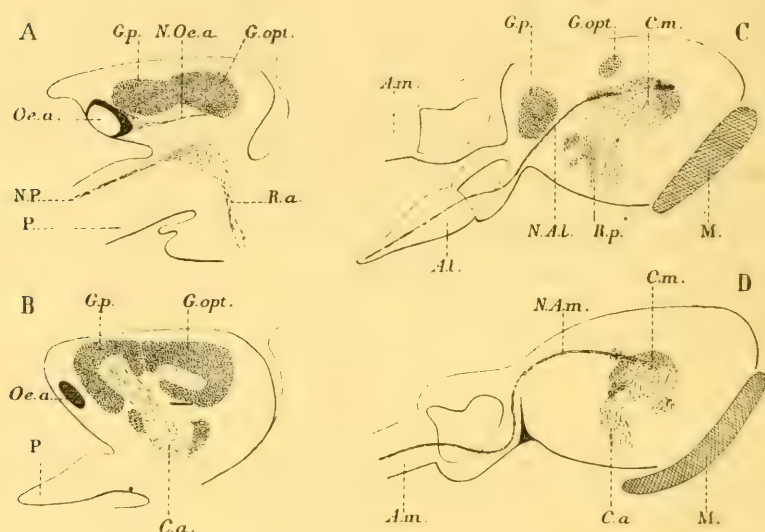


Fig. 48. — *Harmothoe arcolata* GR.. Coupes longitudinales dans le lobe céphalique.

- A. Coupe passant par l'axe du palpe.
- B. Coupe passant par l'œil antérieur.
- C. Coupe passant par l'axe de l'antenne latérale.
- D. Coupe dans le plan de symétrie.

L'origine des principaux nerfs est facile à constater ici. La figure 48 A montre le nerf du palpe, émis par le cerveau antérieur, d'où part aussi un cordon de fibres nerveuses qui n'est autre chose que la racine antérieure du connectif périœsophagien : sur le même dessin on voit sortir du ganglion optique le nerf de l'œil antérieur ;

dans la figure 48 C nous pouvons voir l'origine du nerf de l'antenne latérale qui prend naissance à la face dorsale du cerveau moyen; et dont l'on peut suivre tout le trajet. Le nerf de l'antenne médiane émerge lui aussi de la face dorsale du cerveau moyen (fig. 48 D).

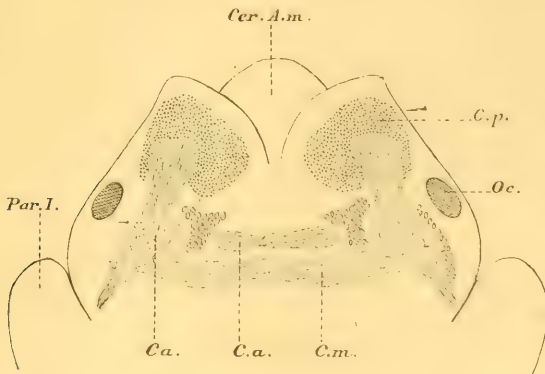


Fig. 49. — *Lagisca rarispina* Sars. Coupe frontale du lobe céphalique.

Tous les Polynoiniens que j'ai étudiés m'ont montré une structure de l'encéphale absolument comparable à celle-là; les parties essentielles, cerveau antérieur et cerveau moyen, les ganglions palpaire et optique, se retrouvent chez tous et les rapports de ces diverses parties ne subissent que des variations absolument insignifiantes; je donne

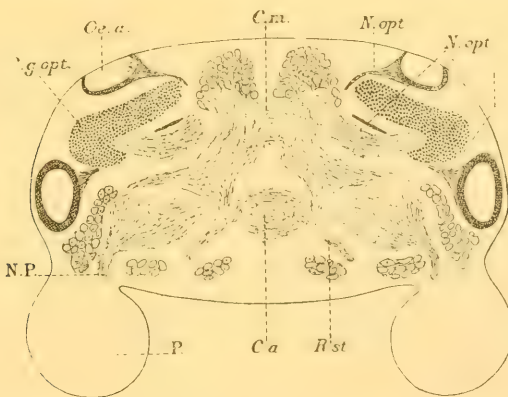


Fig. 50. — *Lagisca extenuata* Gr.. Coupe transversale dans le lobe céphalique.

ici les dessins de coupes frontale (fig. 49) et transversale (fig. 50) du lobe céphalique chez diverses formes; ils complètent les précé-

dents qui représentaient des coupes sagittales et montrent la racine postérieure du connectif, issue du cerveau moyen, et l'origine du système nerveux stomatogastrique.

Dans son mémoire, qui est surtout consacré à l'étude histologique du système nerveux ROHDE [87, figures 6 à 15] a donné des dessins représentant des coupes transversales à différents niveaux dans le lobe céphalique de *Lepidasthenia elegans* GR.

Cette forme, que je n'ai malheureusement pas pu me procurer, ne serait pas comparable à celles que j'ai étudiées; et je regrette d'autant plus de n'avoir pas eu d'échantillons de ce type qu'il subsiste pour moi quelque obscurité après l'examen des dessins du savant allemand. Sur les figures 6, 7, 8 (les coupes se suivent d'arrière en avant), ROHDE a indiqué les nerfs des antennes (*Fu. n*, *Fu. p*) que l'on ne retrouve plus dans aucune des figures qui suivent, où ils devraient pourtant exister; je me demande donc s'il s'agit bien là des nerfs antennaires; et j'en doute d'autant plus que je vois dans la figure 11 sortir d'une masse nerveuse supérieure qui donne les nerfs optiques, deux cordons formés de fibrilles et entourés de très petites cellules nerveuses (ce sont les *Hirnhörner* dont parle RACOVITZA dans le passage de son travail reproduit plus haut). Par comparaison avec les types que j'ai étudiés, je serais porté à considérer ces *Hirnhörner* comme les origines des nerfs des antennes latérales.

J'ajouterai que l'origine des nerfs palpaire n'est pas précisée par les figures qu'a données ROHDE, et qu'en outre, contrairement à ce qui se produit chez tous les Polynomiens que j'ai étudiés, la masse supérieure (qui est évidemment le cerveau moyen, puisqu'elle donne naissance aux nerfs optiques) émettrait une racine des connectifs passant au-dessus et en dehors du palpe (voir ROHDE, 87, fig. 12). Sur le même dessin on peut voir la masse inférieure (cerveau antérieur) émettre, outre les nerfs stomato-gastriques, une racine inférieure du connectif passant au-dessous et en dedans du palpe, et, de plus, un nerf qui vient s'unir à la racine des connectifs issue du cerveau moyen, au point où celle-ci sort du lobe céphalique.

Je n'ai jamais rien observé qui rappelât cette disposition.

Les ganglions sont constitués par des éléments très petits, dans lesquels la masse protoplasmique est réduite au minimum, le noyau

occupant presque toute la cellule (1); sur les coupes, ces éléments apparaissent comme arrondis et je n'ai jamais pu apercevoir de prolongement fibrillaire d'une de ces cellules; il est néanmoins certain que chacune d'elles doit en posséder au moins 2 se rendant à l'organe des sens au cerveau dont dépend le ganglion.

Les masses centrales (cerveau antérieur, cerveau moyen) présentent la constitution habituelle et sont par suite formées d'une couche corticale de cellules nerveuses bien développées, paraissant unipolaires et d'une substance médullaire qui, suivant la direction de la coupe, apparaît comme ponctuée ou fibrillaire; elle est en réalité formée par les prolongements fibrillaires des cellules signalés plus haut enchevêtrés entre eux et aussi avec les fibres moins fines d'un tissu de soutien dans lequel sont noyés les centres nerveux; sur les figures schématiques que l'on trouvera ici, il n'a pas été tenu compte de ce tissu de soutien; il est formé par des cellules d'origine épidermique dont les prolongements divers s'entrecroisent de façon à constituer un lacs inextricable; dans les mailles de ce tissu, on aperçoit çà et là des corpuscules, généralement arrondis, tranchant par leur coloration jaune sur le fond de la préparation: ce sont des amibocytes, chargés de produits d'excrétion, ainsi que l'a démontré RACOVITZA [95].

Sigalioniens. — L'encéphale des Sigalioniens rappelle de très près celui des Polynoiens.

Comme chez l'*Harmothoe areolata* GR., il existe chez *Leanira Giardi* n. sp., que je prendrai pour type, un cerveau antérieur donnant origine aux nerfs des palpes et émettant aussi la racine antérieure du connectif; le cerveau moyen donne, ici encore, une racine postérieure aux connectifs et c'est à sa face dorsale que naissent les trois nerfs des antennes, entourés à leur origine dans une gaine de petites cellules nerveuses, rudiment d'un ganglion antennaire. La différence la plus importante à signaler est dans la situation relative des ganglions et des cerveaux; tandis en effet que, comme nous l'avons vu, l'hémisphère constitué par la juxtaposition des ganglions optique et palpaire est, chez les Polynoiens, disposé au-dessus des masses principales et se trouve ainsi occuper toute

(1) ROHDE [87] admet qu'il n'y a pas de protoplasme et que les ganglions sont simplement formés de noyaux nerveux. Il est certain que dans la plupart des cas, ces cellules paraissent réduites à leur noyau. Mais ce n'est là qu'une apparence.

la partie dorsale de la tête; les deux ganglions sont ici reportés en arrière du cerveau moyen, dans la région tout à fait postérieure du lobe céphalique; dans le mouvement qu'ils ont ainsi accompli ils

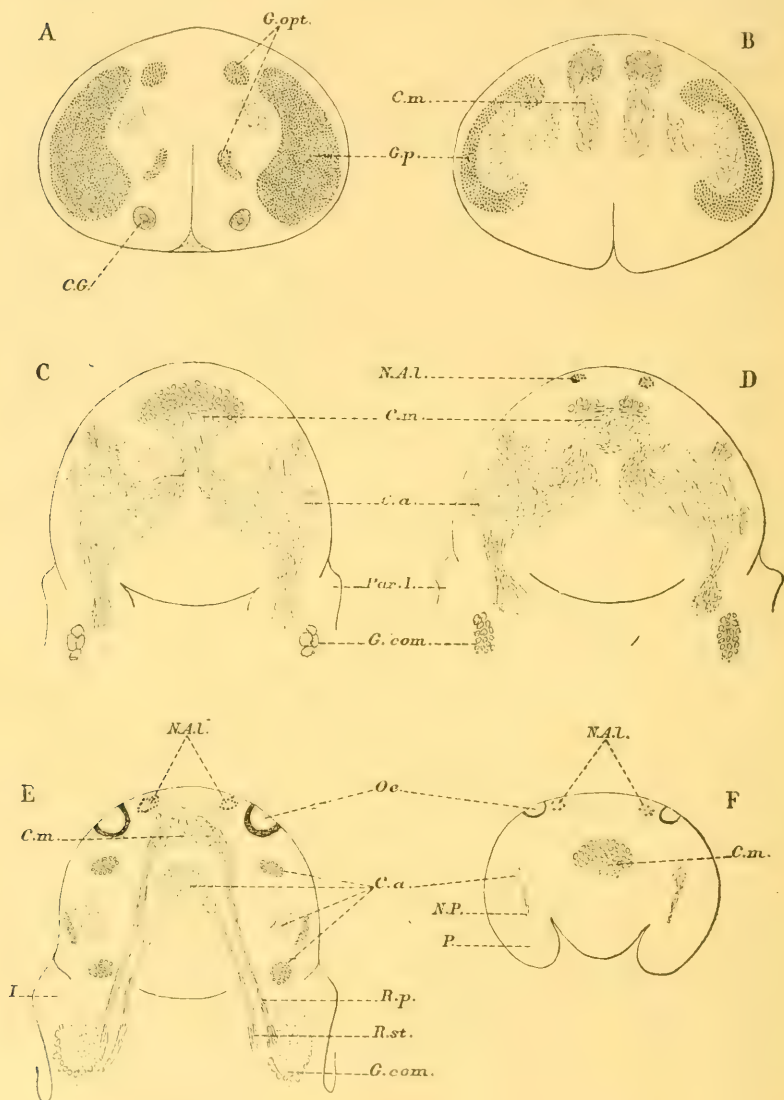


Fig. 51. — *Leanira Giardi* n. sp. Coupes transversales dans le lobe céphalique.
A. Dans la région tout à fait postérieure.
F. Au niveau des yeux antérieurs.

ont d'ailleurs conservé leurs positions relatives : le ganglion optique est resté en arrière du ganglion palpaire ; et, de même que chez les *Harmothoe*, le faisceau de fibrilles nerveuses qui unit ce dernier au cerveau antérieur occupe dans la tête une position latérale par rapport au faisceau analogue qui assure la communication du ganglion optique avec le cerveau moyen.

L'on se rendra compte de ces dispositions à l'examen des fig. 51 (coupes transversales) et 52 (coupes sagittales).

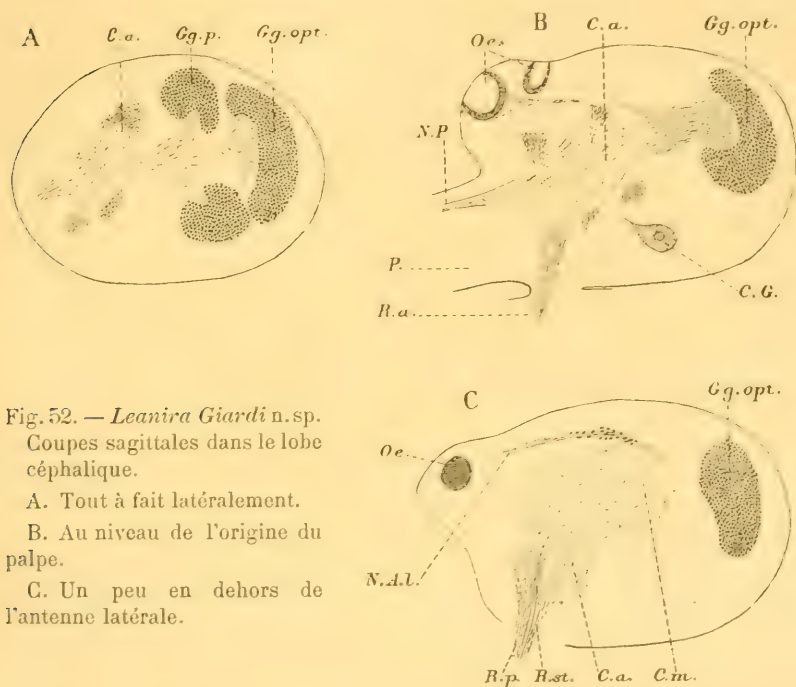


Fig. 52. — *Leanira Giardi* n. sp.
Coupes sagittales dans le lobe
céphalique.

A. Tout à fait latéralement.

B. Au niveau de l'origine du
palpe.

C. Un peu en dehors de
l'antenne latérale.

L'encéphale de *Sigalion squamatum* DELLE CHIAJE, celui de *S. Mathildæ* AUD. et H. MILN. EDW. ne diffèrent pas d'une façon sensible de celui de *Leanira Giardi*. Les diverses *Sthenelais* que j'ai examinées (*S. Idunæ* RATHKE, *S. fuliginosa* CLPD., *Sth. limicola* EHL., *Sthenelais* sp.) présentent aussi la même disposition que je viens de décrire, avec des modifications sans grande importance.

La structure histologique des différentes parties est ici la même que chez les Polynoiniens.

Hermioniens. — Je n'ai étudié parmi les Hermioniens que l'*Hermione hystrix* SAV. dont l'encéphale se laisse ramener au schéma établi plus haut pour les Polynoiens, ainsi que le montrent les coupes transversales de la fig. 53.

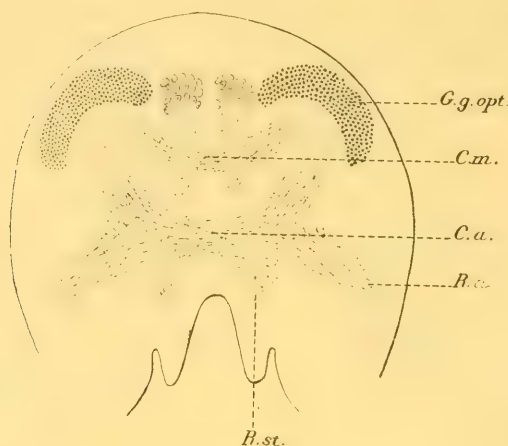


Fig. 53. — *Hermione hystrix* SAV. Coupe transversale dans le lobe céphalique, passant dans la région antérieure du ganglion optique.

CONNECTIFS

PRUVOT [85] a montré que, chez les formes qu'il a étudiées (Nephtydiens, Eteuiciens, Phyllodociens, Tomoptéridiens, Ophéliens, Serpuliens) chacun des connectifs prend naissance dans l'encéphale par deux racines dont l'une sort de ce qu'il appelle le *centre stomato-gastrique* (cerveau antérieur RACOVITZA), l'autre étant émise par le *centre antennaire*; les recherches ultérieures sur la morphologie de l'encéphale ont permis de diviser le centre antennaire en deux cerveaux (cerveau moyen, cerveau postérieur), et l'on peut aujourd'hui préciser l'origine des connectifs: c'est du cerveau moyen que sortent les racines émises par le centre antennaire.

Toutes les recherches faites depuis le travail de PRUVOT sur le système nerveux des Annélides tendent à prouver que le schéma établi par cet auteur reste valable dans toutes les familles et nous

avons eu l'occasion de voir qu'il s'applique aussi dans le cas des Aphroditens; je n'ai rien à ajouter à ce que j'ai dit plus haut sur l'origine des connectifs œsophagiens.

Chaque connectif prend donc naissance dans l'encéphale par deux racines, l'une émanant du cerveau moyen, l'autre issue du cerveau antérieur. La première contourne le palpe en passant au-dessous ou, si l'on préfère, en dedans de la base de cet organe; l'autre passe au contraire en dehors en en dessus. Dès leur sortie du lobe céphalique les deux racines se réunissent pour constituer le connectif; au point où s'opère leur jonction il existe toujours, chez les Aphroditens, un amas de cellules constituant un ganglion plus ou moins développé qui n'est autre chose que le premier ganglion de la chaîne ventrale remonté le long du connectif; c'est en effet de ce ganglion commissural que part le nerf destiné au parapode du premier segment.

Le connectif contourne la gaine pharyngienne en se dirigeant vers la face ventrale de l'animal et vient, après un trajet assez court, s'unir sur la ligne médiane ventrale au connectif du côté opposé; le point de réunion marque le début de la chaîne nerveuse ventrale; sa position dans le corps est assez variable; en général il se trouve placé au niveau des parapodes du quatrième segment ou dans la région antérieure du cinquième; le collier nerveux périœsophagien présente donc un diamètre assez considérable; ceci est absolument nécessaire pour permettre le passage de la trompe pharyngienne rigide, lorsque l'animal projette cet organe; d'ailleurs plus la trompe est développée et plus l'origine de la chaîne ventrale est reportée en arrière, ce qui revient à dire que le diamètre du collier périœsophagien varie dans le même sens que celui de la trompe.

C'est ici le lieu de signaler une erreur de CLAPARÈDE [68] en ce qui concerne l'origine des nerfs; il dit que chez la *Sthenelais ctenolepis* CLPD. le premier nerf qui se détache de la chaîne ventrale est destiné au cinquième segment et que les quatre premiers anneaux reçoivent leurs nerfs des connectifs.

Nous avons déjà vu quelle est, chez tous les Aphroditens, l'origine des nerfs du premier segment: ils partent du ganglion commissural; en ce qui concerne les trois autres nerfs visés par CLAPARÈDE, les apparences plaident en effet en faveur de l'opinion qu'il a émise; je n'ai pas étudié la *Sth ctenolepis*; mais *Leanira Giardi* présente

une disposition tout à fait analogue à celle que signale le savant gènois; les nerfs des segments 2, 3, 4 paraissent naître des

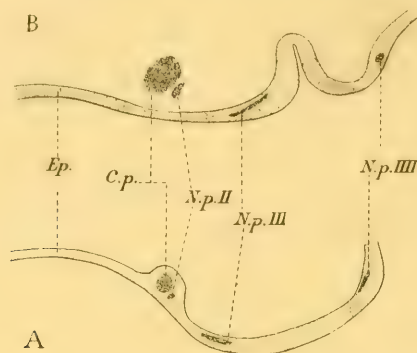


Fig. 54. — *Leanira Giardi* n. sp. Partie ventrale de coupes transversales passant A, un peu en avant du point où les connectifs se séparent de la chaîne ventrale.

B. Un peu plus en avant.

Cp. Connectif; Np II à Np IIII, nerfs pédieux des segments II à IIII.

connectifs; ce n'est là qu'une apparence: en réalité l'on peut, sur les coupes, se convaincre que ces nerfs ont leur origine réelle dans la chaîne ventrale et qu'ils sont simplement accolés aux connectifs sur une partie de leur trajet (fig. 54).

CHAÎNE VENTRALE

On sait que la chaîne ventrale des Annélides est, en réalité, formée par deux cordons distincts.

Dans le cas le plus général, chacun de ces cordons présente, dans chaque segment du soma, un renflement ganglionnaire et les deux renflements, droit et gauche, d'un même segment sont unis entre eux par une commissure, plus ou moins longue suivant que les deux cordons sont plus ou moins écartés.

Je rappelle enfin que, chez les Chétopodes, il existe entre la chaîne nerveuse et l'épiderme ventral des relations variables suivant le type que l'on considère; la chaîne est toujours noyée dans un tissu de soutien sur lequel plusieurs opinions ont été émises; mais ce qui est incontestable c'est que, dans un premier cas, ce tissu de soutien et la chaîne d'une part, l'épiderme ventral de l'autre ne

forment, tout le long de la ligne médiane ventrale qu'une seule et même masse ; ailleurs, la chaîne, émigrant en quelque sorte vers l'intérieur du corps, entraîne avec elle le tissu de soutien et les relations de cet ensemble avec l'épiderme ne sont plus assurées, dans ce cas, que d'une façon médiate, ou même disparaissent complètement ; il peut, en effet, exister soit un raphé médian continu unissant la chaîne à l'épiderme, soit des tractus latéraux allant de l'un à l'autre ; ou bien ce raphé et les tractus eux-mêmes peuvent faire défaut en sorte que la chaîne se trouve isolée au sein de la cavité générale et n'est plus maintenue en place que par des trabécules d'origine conjonctive.

Chez les Aphroditien, les deux cordons qui constituent la chaîne ventrale sont toujours très rapprochés l'un de l'autre ; encore distincts chez l'*Aphrodite* ils sont, chez les Polynoiniens et Sigalioniens, presque accolés par leur face interne sur la ligne médiane, en sorte qu'il est difficile, à l'examen macroscopique, de reconnaître la nature double de la chaîne.

Les renflements ganglionnaires font le plus souvent défaut, ils sont cependant suffisamment nets chez les Hermioniens ; mais chez les Polynoiniens et Sigalioniens, la chaîne ventrale apparaît sous la forme d'une bandelette plus ou moins aplatie, présentant partout la même épaisseur et la même largeur.

En ce qui concerne enfin les relations de la chaîne nerveuse avec l'épiderme ventral, il y a encore lieu d'établir des distinctions entre les différents groupes. Les Polynoiniens et Sigalioniens nous présentent la première des dispositions signalées plus haut : épiderme, tissu de soutien et chaîne ventrale ne forment chez eux qu'une seule et même masse ; chez les Hermioniens, par contre, la chaîne s'est complètement isolée de l'épiderme.

Pour compléter cette étude macroscopique de la partie somatique du système nerveux des Aphroditien, il convient d'ajouter que, dans chaque segment, l'on peut voir se détacher de la chaîne trois nerfs se rendant aux différents organes ; le plus gros est toujours destiné au parapode : c'est le nerf pédieux ; il se dirige vers la base du pied et, au voisinage du pore segmentaire présente toujours un ganglion de renforcement ; c'est de ce ganglion que part le nerf du cirre ventral ; le nerf pédieux, après avoir émis cette première branche, continue son trajet à l'intérieur du parapode en

remontant vers la face dorsale, innerve le cirre hœmal et va se perdre dans les téguments dorsaux.

L'étude des coupes confirme les résultats que je viens d'exposer et permet en outre de préciser ce qui a trait aux relations de la chaîne nerveuse et de l'épiderme; il faut, naturellement, pour étudier ces relations s'adresser à des types chez lesquels la chaîne ne s'est pas séparée de l'épiderme; c'est ce que nous ferons en étudiant par exemple un Sigalionien, *Leanira Giardi*.

Une coupe transversale du corps de l'animal montre, dans la région ventrale, la section des muscles longitudinaux ventraux; l'espace qu'ils laissent entre eux est occupé par un ensemble de tissus nettement délimité à l'extérieur par la cuticule et, vers l'intérieur, par une membrane d'aspect homogène et brillant, qui n'est autre que la basale; c'est de cet ensemble que je veux dire quelques mots.

L'on reconnaît facilement, sur la coupe, la section des deux cordons nerveux, rapprochés au voisinage de la ligne médiane, mais bien distincts néanmoins, séparés qu'ils sont par une cloison médiane; chacun de ces cordons est formé d'une substance médullaire, ponctuée ou fibrillaire, et d'une couche corticale constituée par les cellules nerveuses; autour de chaque cordon il existe une gaine formée par l'entrecroisement des nombreuses fibrilles. En dehors de cette gaine on aperçoit un tissu d'aspect spongieux et, au contact de la cuticule, l'épiderme, dont les cellules de soutien sont parfaitement distinctes. Je signale enfin la présence, à la partie supérieure (dorsale) de chacun des cordons et aussi dans leur épaisseur même d'un certain nombre de fibres géantes.

Le tissu d'aspect spongieux au sein duquel sont noyés les cordons est une couche sous-épidermique composée de cellules très allongées que je désignerai sous le nom de fibro-cellules sous-épidermiques; on remarque souvent, au milieu de ce tissu, des éléments arrondis (amibocytes), contenant des granulations jaunes ou brunâtres.

LWOFF [93] a voulu homologuer ce tissu sous-épidermique à la chorde de l'*Amphioxus* et des Vertébrés. Cette manière de voir paraîtrait surprenante si l'on ne se rappelait que l'auteur prétend avoir reconnu l'origine épidermique de la chorde chez l'*Amphioxus*; dans un travail récent, inséré dans le tome 40 du *Quarterly Journal of Microscopical Science*, MAC BRIDE a jugé comme il convient cette théorie singulière. Comme chez les Vertébrés, la

chorde chez l'*Amphiorus* a une origine purement endodermique et il ne saurait par suite être question de son homologie avec la gaine



Fig. 55. — *Leanira Giardi* n. sp. Chaîne ventrale. Moitié droite d'une coupe transversale.

épidermique du système nerveux chez les Annélides ; il est, par contre, une homologation qui s'impose : le tissu sous-épidermique périnervien est une première ébauche des boucliers ventraux de certains Polychètes tubicoles.

L'étude de l'épiderme est intéressante à faire ; il est formé par des cellules à partie périphérique élargie, dont la partie profonde se ramifie en filaments très ténus. Ces cellules présentent une disposition très régulière et sont séparées par des intervalles dans lesquels il faut sans doute voir le reste de cellules glandulaires, en sorte que la disposition de l'épiderme serait, ici encore, alvéolaire. Parmi les cellules de soutien, certaines ont conservé les deux connexions cuticulaire et basale ; c'est ce que l'on peut voir, par exemple, sur la partie latérale de la préparation dont j'ai donné le dessin (fig. 55) et aussi dans la cloison médiane qui sépare les deux cordons nerveux. C'est l'étude de ces points qui permet de préciser la nature de la membrane basale ; l'on voit, en effet, les filaments profonds de certaines cellules épidermiques s'appliquer contre cette membrane avec laquelle ils finissent par se confondre ; l'on doit donc admettre que cette masse qui paraît homogène et compacte est en réalité formée par la juxtaposition étroite des filaments basilaires des cellules épidermiques ; c'est donc, ainsi que nous l'avons dit, une basale.

Pour d'autres cellules épidermique, les filaments en lesquels se ramifie la partie profonde de la cellule pénètrent dans la gaine entourant les cordons, gaine qui est tout entière constituée par de semblables filaments et par des fibro-cellules sous-épidermiques dont on peut distinguer les noyaux, le tout formant un lacis très serré ; il est en outre facile de reconnaître que ce tissu fibrillaire ne se borne pas à envelopper les cordons nerveux mais que nombre des filaments qui le constituent se glissent entre les cellules de la couche corticale qu'ils divisent en îlots et pénètrent ensuite dans la substance médullaire.

Celle-ci reconnaît donc une double origine ; elle comprend en effet : 1^o les filaments névrogliaux dont il vient d'être question et 2^o des fibrilles nerveuses — beaucoup plus fines — prolongements des cellules de la couche corticale.

Vraie en ce qui concerne *Leanira Giardi*, la description précédente peut s'appliquer aussi aux différents Sigalioniens que j'ai étudiés.

Pour les Polynoiniens, la différence la plus importante est dans ce fait que le tissu périnervien sous-épidermique est ici beaucoup

moins développé. Sa structure reste analogue à celle qui a été signalée plus haut.

Enfin, chez les Herminioniens, on a d'un côté l'épiderme et de l'autre un ensemble formé par le tissu périnervien et la chaîne; ce dernier est enveloppé par une membrane qui, morphologiquement parlant, est une basale, et comprend: 1^o des cellules sous-épidermiques formant le tissu spongieux, la gaine fibrillaire des cordons nerveux et la partie névroglie de ces cordons; 2^o des cellules nerveuses dont les prolongements fibrillaires constituent la portion proprement nerveuse de la chaîne. Ces cellules sont ici groupées en ganglions.

Tout ce qui précède s'applique exactement aussi à l'encéphale, dont la névroglie reconnaît la même origine épidermique.

B. HALLER [89] qui a étudié un Polynoinien, *Lepidasthenia elegans* GR. constate l'existence du tissu spongieux, qu'il appelle *perineural Netz*, et des filaments névroglie; mais il dit que dans l'encéphale une membrane que l'on doit considérer comme une différenciation de la partie périphérique du réseau périneural établit entre ce dernier et l'épiderme une démarcation bien nette et que dans la chaîne ventrale cette membrane ne se forme qu'à la face dorsale des cordons, tandis que latéralement et ventralement le tissu spongieux et la couche hypodermique se pénétreraient réciproquement, sans cependant se confondre.

Je n'ai pu constater l'existence de cette membrane signalée par HALLER ni dans l'encéphale, ni à la partie dorsale de la chaîne. Avec ROHDE [87] et RACOVITZA [96] je demeure donc convaincu que les faits signalés par HALLER sont dus à une erreur d'interprétation. Ce qui revient à dire que, contrairement à l'opinion du savant autrichien, la névroglie reconnaît une origine épidermique; c'est d'ailleurs le résultat auquel est arrivé WAWRZICK [92] qui a fait de cette question des relations de la névroglie et de l'épiderme une étude spéciale, à laquelle je renvoie.

SYSTÈME NERVEUX STOMATO-GASTRIQUE.

L'on peut, à l'examen de quelques-unes des figures qui précèdent, constater que, chez les Aphroditien, le système nerveux stomato-gastrique prend naissance, par une racine de chaque côté, dans la

région moyenne du cerveau antérieur. Chacune des racines sort du lobe céphalique en passant en dedans de la base du palpe; puis, contournant le ganglion commissural, qu'il laisse en dessus de lui, le nerf stomato-gastrique gagne la paroi de la gaine pharyngienne; une coupe transversale quelconque de ce dernier organe montre deux nerfs, un de chaque côté, situés en dedans de la basale, contre laquelle ils sont d'ailleurs appliqués.

Au niveau de la région dentaire de la trompe pharyngienne, et juste en arrière à la ligne d'insertion des papilles, il m'a paru qu'il existait, au sein de l'épithélium très développé en ce point, un anneau nerveux complet présentant des ganglions d'où partent les quatre nerfs dont l'on retrouve la section sur toutes les coupes transversales de la trompe et de la région antérieure du ventricule, dans la partie profonde de l'épithélium, au contact de la basale.

Il est fort probable que dans la région postérieure du ventricule chacun de ces nerfs se résout en un pinceau de fibres; on trouve d'ailleurs, dans la partie basilaire des papilles que forme l'épithélium de cette région du tube digestif des éléments arrondis, à protoplasme clair, à noyau bien coloré, qui me paraissent être des cellules nerveuses.

Ce système nerveux proboscidien présente un caractère marqué de simplicité; il est intéressant de noter que le trajet des nerfs qui le forment est tout entier intra-épithélial; c'est là un caractère primitif.

ROHDE [87] dit que du ganglion commissural part une seconde racine du stomato-gastrique, qui, après un trajet excessivement court ne tarde pas à s'unir à celle que j'ai signalée; je n'ai pu arriver à retrouver cette seconde racine du système nerveux proboscidien sur aucune des formes que j'ai examinées.

KALLENBACH [83] a figuré sur une coupe transversale dans la trompe pharyngienne de sa *Polynoe cirrata* O. F. MÜLLER les sections de huit nerfs du stomato-gastrique; je n'ai jamais observé plus de quatre de ces nerfs.

Tel que je le crois constitué, c'est-à-dire avec une seule racine, sortie du cerveau antérieur, le système nerveux proboscidien des Aphroditidæ est comparable, quant à son origine, à celui des Eunicidæ, étudiés par PRUVOT [85]. Chez les *Eunice*, *Hyalinectia*, *Staurocephalus*, *Lumbriconereis*, en effet, cet appareil naît par deux racines issues du cerveau antérieur.

ORGANES DES SENS.

Les organes des sens des Aphroditiens ont fait déjà, de la part de divers auteurs dont on trouvera plus loin les noms, le sujet d'études approfondies dont les résultats m'ont été en grande partie confirmés par ce que j'ai pu observer.

ORGANES DU TOUCHER.

On admet en général que si, en raison de l'existence d'un plexus nerveux sous-épithélial bien développé, toutes les parties du corps d'un Annélide peuvent percevoir des impressions tactiles, certaines régions présentent à un plus haut degré cette faculté et peuvent, par conséquent, être considérées comme représentant plus spécialement les organes du toucher.

RACOVITZA [96] a montré que, chez tous les Polychètes, il existe dans la région antérieure et dorsale du lobe céphalique une aire sensitive, qu'il appelle aire sincipitale, à laquelle on est autorisé à attribuer des fonctions visuelles et tactiles ; et, lorsqu'elles existent — comme c'est le cas chez les Aphroditiens — les antennes ne sont que des spécialisations plus complètes de l'aire, formées par des groupes de cellules sensibles munies de poils tactiles.

Sur le soma, les cirres — les cirres dorsaux surtout — nous apparaissent avec des caractères anatomiques et histologiques absolument comparables à ceux des antennes ; en raison même de leur position, les cirres ventraux, d'ailleurs beaucoup moins développés en général, jouent un rôle moins important. Je ne fais que rappeler ici le développement considérable que prend dans le premier anneau le cirre hœmal, dirigé vers l'avant et dépassant souvent les antennes qu'il peut suppléer, et les modifications analogues que subissent les cirres neuraux des deux premiers segments au moins.

Enfin, sur le pygidium, nous avons signalé la présence de deux appendices, les urites, qui sont, dans cette région du corps de l'Aphroditien, les organes spécialisés du sens tactile.

Bien entendu, il ne s'agit, dans ce qui précède, que de la partie purement épidermique, pleine et à nerf central des appendices dont

nous avons parlé ; ce sont les *cératostyles*, les *cirrostyles*, les *urostyles* que nous avons considérés.

A ces appareils tactiles, que l'on retrouve chez la plupart des Polychètes, viennent, chez les Aphroditiens, s'ajouter les élytres ; leur innervation si riche, les terminaisons nerveuses que l'on observe dans les papilles qui hérissent leur surface ou dans les franges de leur bord, tout concourt à faire admettre que, outre les fonctions dont nous avons déjà parlé, elles ont celle d'assurer, au point de vue physiologique, le remplacement du cirre dorsal dont leur développement a empêché l'évolution. Nous n'avons pas à revenir ici sur ce sujet, déjà étudié plus haut.

Mais nous devons, par contre, signaler une troisième série d'appareils sensitifs que l'on ne rencontre d'ailleurs que chez quelques Aphroditiens ; je veux parler des papilles tactiles des Hermioniens et de la *Psammolyce arenosa* DELLE CHIAJE.

Je rappellerai enfin que l'on considère en général les palpes comme des organes du sens tactile et gustatif (?)

L'étude des différents appendices que je viens d'énumérer (antennes, cirres, urites, palpes, papilles tactiles) a fait l'objet d'un travail de JOURDAN [87] auquel je me contenterai de renvoyer le lecteur ; je n'ajouterai que les quelques remarques suivantes.

Palpes. — JOURDAN [87] dit que « les palpes se distinguent facilement (des antennes) par leurs formes toujours coniques, par leurs dimensions plus fortes et par les nombreuses petites papilles qui les couvrent sur toute leur longueur ». L'on peut ajouter — et c'est d'ailleurs ce qui ressort de la description de JOURDAN comme de mes observations — qu'il y a entre les palpes d'une part et les antennes de l'autre une différence essentielle : c'est que, tandis que ces dernières sont des organes purement épidermiques, pleins, à nerf central les premiers sont constitués par une évagination de toute la paroi dermomusculaire du lobe céphalique, contiennent par conséquent un diverticule de la cavité générale, diverticule qui peut d'ailleurs être comblé en partie par des tissus d'origine mésodermique, et sont parcourus par un nerf dont la situation est excentrique.

La description que le savant histologiste a donnée des palpes n'appellera de ma part que les remarques suivantes.

Le tissu fibrillaire particulier signalé au centre de l'organe fait défaut dans sa partie basilaire : la cavité générale a, dans cette

région proximale du palpe, une existence réelle ; ce n'est qu'à une certaine distance de l'origine qu'apparaît le tissu fibrillaire.

Dans sa description de l'épiderme, JOURDAN constate que les prolongements basilaires des cellules épidermiques « pénètrent au milieu des fibres musculaires circulaires qu'ils soutiennent et vont se terminer sur une membrane limitante qui sépare, sous la forme d'une ligne hyaline, le système musculaire circulaire des fibres longitudinales ». Cette ligne hyaline est, par définition, une basale, et les fibres musculaires circulaires seraient ainsi situées entre la cuticule et la basale, c'est-à-dire dans l'épiderme ! J'ai pu me convaincre que, malgré ce qu'en disent JOURDAN [87] et ROHDE [87], il n'existe pas de musculature circulaire dans les palpes ; dans bien des cas, en effet, j'ai observé au-dessous de l'épiderme une membrane vitrée assez épaisse contre laquelle venaient, vers l'intérieur, s'accoler des fibres longitudinales ; dans d'autres régions des mêmes coupes, l'on retrouvait la disposition indiquée par JOURDAN ; je crois qu'il faut admettre que dans ces parties du palpe, la membrane vitrée s'était dissociée, à sa face externe, en filaments ténus, simulant des fibres circulaires.

Enfin, contrairement à ce que pourrait faire supposer la fig. 9, Pl. III du travail de JOURDAN [87] je noterai que le nerf occupe dans le palpe une situation dorsale ; il a d'ailleurs un trajet tout entier intraépidermique ; l'on sait déjà, enfin, qu'il reçoit des fibres du cerveau antérieur et du ganglion palpaire.

Antennes, Cirres dorsaux, Urites. — La structure de ces différents appendices reste absolument la même quel que soit celui d'entre eux que l'on considère et les différences ne sont établies entre ces divers organes que par leur position sur le corps et par l'origine des nerfs qu'ils reçoivent ; les nerfs des antennes naissent, comme nous l'avons vu, du cerveau moyen ; les cirres dorsaux sont innervés par une branche du nerf pédieux ; pour les urites, ils reçoivent chacun un filet nerveux issu de la partie tout à fait terminale de la chaîne ventrale.

Les cirres dorsaux font défaut sur les anneaux pourvus d'élytres et, chez les Sigalioniens, sur tous les anneaux ; MALAQUIN [93] et DE ST-JOSEPH [95] considèrent comme un cirre dorsal la petite saillie que l'on aperçoit à l'extrémité de la rame hœmale, chez *Sigalion squamatum* et *S. Mathildæ* (voir fig. 30, p. 137) ; je

me permettrai de faire remarquer, en passant, qu'il est difficile de concilier cette opinion avec celle que soutiennent aussi ces deux auteurs, à savoir que l'élytre est l'homologue du cirre dorsal ; mais, en réalité, cette saillie doit être considérée comme un simple stylope : elle ne contient pas trace du nerf axial qui caractérise le cirre.

J'ai retrouvé, chez toutes les formes que j'ai étudiées le petit ganglion nerveux signalé par JOURDAN à la limite de ce qu'il appelle l'article terminal et l'article basilaire du cirre ; le ganglion est plus ou moins développé et c'est sans doute à cet inégal développement qu'est due la forme plus ou moins globuleuse du petit renflement qui avoisine la pointe du cirre.

Je n'ajouterais rien à la description très précise que JOURDAN a donnée du cirre dorsal et me bornerai à faire remarquer qu'il est très vraisemblable que toutes les cellules nerveuses qu'il contient, mêmes celles qui paraissent unipolaires doivent en réalité être bipolaires au moins, l'un de leurs prolongements allant jusqu'à la cuticule, l'autre contribuant à former le nerf.

Cirre ventral. — Le cirre ventral a les mêmes caractères généraux de structure que le cirre dorsal ; il est à noter seulement qu'il ne possède jamais de ganglion comparable à celui dont nous avons parlé plus haut.

Papilles tactiles. — En ce qui concerne enfin les papilles tactiles d'*Hermione* et de *Pontogenia*, la fixation un peu défectueuse des échantillons que j'ai eus de ces deux types ne m'a pas permis de faire leur étude histologique complète ; j'ai pu néanmoins constater l'existence des cellules décrites par JOURDAN dans leur cavité et aussi, dans beaucoup de cas, la présence d'un filet nerveux pénétrant dans la verrue.

Les petits tubercules qui donnent aux téguments de *Psammolyce arenosa* DELLE CHIAJE un aspect velouté m'ont présenté une structure analogue.

ORGANES DE LA VISION.

Nous savons déjà que les Aphroditiens sont en général pourvus de quatre yeux répartis en deux paires plus ou moins rapprochées l'une de l'autre et nous avons signalé les quelques exceptions que

font à cette règle les Acoëtiens à yeux pédonculés et certains Hermioniens, qui n'ont que deux yeux, et enfin quelques formes complètement aveugles comme *Leanira hystrieis* EHL., *Admetella longipedata* Mc.-INT., etc.

Nous connaissons aussi l'origine des nerfs optiques.

Nous n'avons donc à nous occuper ici que de la structure des yeux qui a déjà été étudiée, chez les Aphroditiens par GRABER [80], par ANDREWS [92] et par SCHREINER [97].

Je ne dirai rien des travaux de GRABER, qui avaient assigné à l'œil des Annélides, et à sa coupe rétinienne en particulier, une structure beaucoup plus complexe que celle qu'il présente en réalité.

SCHREINER, qui n'a pas eu connaissance du travail d'ANDREWS arrive à des conclusions analogues à celles de cet auteur en ce qui concerne la structure de la rétine et l'origine de ses éléments. Les faits que j'ai moi-même constatés concordent pleinement avec les observations de ces deux auteurs.

Examinons une coupe axiale de l'œil d'*Hermadion pellucidum* EHL. par exemple (fig. 56). Nous reconnaitrons immédiatement

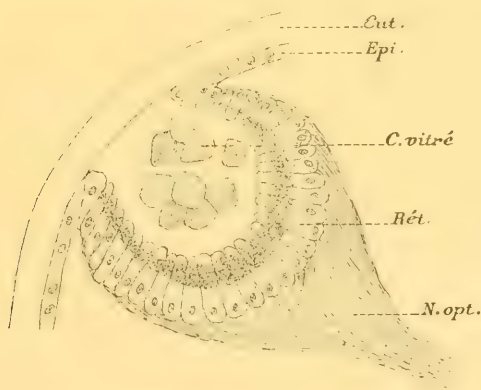


Fig. 56. — *Hermadion pellucidum* EHL. Coupe axiale de l'œil.

l'existence d'une coupe rétinienne dont l'orifice est fermé par la cuticule, qui passe ininterrompue au-dessus de l'œil et dont la cavité est remplie par ce que nous appellerons, avec les auteurs, le *corps vitré*.

La rétine est formée d'une seule rangée de cellules et, comme il est facile d'observer latéralement tous les termes de passage entre

la cellule épidermique normale et la cellule rétinienne la plus hautement différenciée, nous sommes conduits à admettre, avec SCHREINER et ANDREWS, que la cellule rétinienne n'est qu'une cellule épidermique différenciée en vue de la perception des impressions lumineuses; la fig. 57 représente de pareilles cellules isolées; l'on peut distinguer dans chacune d'elles les quatre parties suivantes.

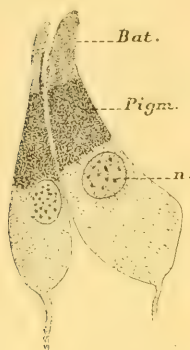


Fig. 57. — *Sthenelais* sp.
Deux cellules réti-
niennes.

1° Le prolongement profond filamenteux (fibre nerveuse) qui par sa réunion avec les filaments analogues appartenant à toutes les cellules rétiniennes et avec des filaments névrogliaux constituera le nerf optique.

2° Une partie profonde à protoplasme dense non pigmenté, contenant le noyau.

3° Une partie moyenne pigmentée.

4° Enfin, un *bâtonnet* dépourvu de toute pigmentation et rempli par une substance qui paraît homogène.

Le rétine est tout entière formée par la juxtaposition en une seule couche de semblables éléments.

Quant au *corps vitré* c'est évidemment un appareil dioptrique destiné à assurer une plus grande netteté des impressions lumineuses; sur l'animal vivant il apparaît comme parfaitement homogène et hyalin; l'action des fixateurs amène une rétraction qui a pour effet de le fragmenter en un certain nombre de parties.

Mais, s'ils sont d'accord sur sa nature, les auteurs ne sont pas arrivés aux mêmes résultats en ce qui concerne son origine; ANDREWS le considère comme issu d'une sécrétion des cellules rétiniennes; il a fait, et précisément sur un Aphroditien, *Lepidonotus squamatus* L., une observation très intéressante: dans un cas, dit-il, j'ai vu un bâtonnet en relation de continuité avec un élément lenticulaire; le bâtonnet se terminait par une partie renflée d'aspect oléagineux, entourée par un contour rappelant une membrane. Le corps vitré serait, pour ANDREWS, constitué par de pareils éléments lenticulaires étroitement associés pour former une lentille au-dessous de la cuticule. Quant à SCHREINER il pense que chez l'immense majorité des formes le corps vitré serait formé par un épaissement de la cuticule.

Les études de MALAQUIN [93] sur le développement de l'œil des Syllidiens semblent, en ce qui concerne ces Annélides, confirmer pleinement la manière de voir d'ANDREWS qui avait d'ailleurs, lui aussi, étudié le développement de l'œil chez un certain nombre de formes. Ayant moi-même, dans quelques cas, observé au niveau de l'œil un épaississement très net de la cuticule qui reste bien délimitée et parfaitement distincte du corps vitré, j'incline à penser, avec les auteurs dont je viens de citer les noms, que le corps vitré est le résultat d'une sécrétion des cellules rétinienne.

ANDREWS dit que chez *Lepidonotus squamatus* L. la cuticule présente toujours, au-dessus de l'œil, un pore étroit rempli par une substance qui diffère du reste du revêtement cuticulaire et à laquelle il donne le même aspect que présente le corps vitré. Je n'ai pas pu retrouver ce pore dont on ne s'explique d'ailleurs pas l'existence dans la théorie émise par ANDREWS lui-même.

L'Harmothoe arcolata GR. a des yeux absolument comparables à ceux de l'*Hermadion pellucidum* EHL.

Mais chez un certain nombre de Polynoiniens, et chez *Lepidonotus clava* MONT. en particulier, l'œil s'enfonce un peu et est séparé de l'extérieur par la cuticule d'abord, comme dans le cas précédent, et en outre par une couche de cellules épidermiques: la coupe rétinienne prend alors l'aspect d'une vésicule complètement close.

Cette disposition s'accroît encore chez *Sthenelais* sp. les yeux postérieurs sont ici assez profondément enfoncés dans le tissu spongieux entourant les centres nerveux. N'ayant vu de cette espèce que des coupes je ne puis malheureusement dire si ces yeux postérieurs étaient apparents sur l'animal vivant ou fixé: en tout cas ils sont parfaitement développés et pigmentés comme des yeux normaux (1).

Mais il y a peut-être là une indication en ce qui concerne les formes chez lesquelles il n'a été signalé que deux yeux et celles qui ont été décrites comme complètement aveugles; il est possible que des coupes révèlent chez ces types la présence d'yeux profondément enfoncés dans les tissus du lobe céphalique et plus ou moins atrophiés, comme ceux que PRUVOT [85] a décrits chez la *Nephtys Hombergi*.

(1) J'ai dit plus haut (chapitre IV) que je considérais comme fort probable que la forme désignée par moi sous le nom de *Sthenelais* sp. était identique à *Sthenelais minor* PR. et RAC.; Or cette dernière a été décrite comme pourvue de 4 yeux.

Chapitre VII

APPAREIL DIGESTIF.

Disposition générale. — Le tube digestif des Aphroditiens a été bien souvent décrit ; nous ne ferons que citer ici les noms de PALLAS, TREVIRANUS, GRUBE, MILNE-EDWARDS, EHLERS, KALLENBACH, HASWELL, qui l'ont étudié en nous réservant de discuter au cours de notre description, les résultats obtenus par chacun de ces auteurs.

La bouche s'ouvre, comme l'on sait, entre la tête et le premier anneau somatique. De cette bouche ventrale part le tube digestif qui, après un court trajet ascendant, se recourbe à angle droit pour prendre dans le corps une position axiale, qu'il garde dans tout le reste de son parcours jusqu'à l'extrémité postérieure de l'animal. L'anus s'ouvre sur le pygidium ; il est en général terminodorsal, parfois cependant nettement dorsal, comme chez *Lepidonotus clava* MONT. par exemple.

Il est facile, à première vue, de distinguer dans le tube digestif deux portions : l'une antérieure, à parois épaisses, musculeuses, souvent désignée sous le nom de trompe et que nous appellerons *région proboscidienn*e ; l'autre postérieure, à parois beaucoup plus minces, l'*intestin* proprement dit, qui émet dans chaque segment une paire de diverticules, désignés sous le nom de *cæcums*.

La figure du tube digestif d'*Aphrodite aculeata* L. donnée par H. MILNE-EDWARDS dans le « *Règne animal illustré* » et reproduite depuis dans tous les traités classiques est trop présente à tous les esprits pour qu'il soit besoin d'insister longuement sur ces dispositions générales.

Mais, avant de passer à l'étude des diverses régions de l'appareil digestif, il convient de faire remarquer que, d'après HAECKER [94], la région proboscidienne a une origine ectodermique ; ce résultat concorde avec celui que MALAQUIN [93] a obtenu dans l'étude des Syllidiens, et aussi avec ceux que KLEINENBERG avait déduits de ses recherches sur le *Lopadorhynchus* et les Phyllodociens.

Notons, en second lieu, que la portion tout à fait terminale de ce que nous avons appelé l'intestin est, elle aussi, d'origine ectodermique et sera plus spécialement désignée, dans la suite, sous le nom de *rectum*.

BOUCHE.

Nous avons déjà signalé, en étudiant la morphologie externe, les modifications qui se produisent dans les premiers anneaux et se traduisent par la formation de véritables lèvres ; nous n'avons rien à ajouter à ce qui a été dit à ce sujet.

RÉGION PROBOSCIDIENNE.

La portion antérieure du tube digestif, ou région proboscidiennne peut elle-même être subdivisée en trois parties.

La première, celle qui s'étend immédiatement en arrière de l'orifice buccal constitue ce que nous appellerons, avec MALAQUIN [93] la *gaine pharyngienne* ; vient ensuite une région à parois très épaisses, absolument rigides, dont la partie antérieure constitue la *trompe pharyngienne*, tandis que sa partie postérieure sera désignée sous le nom de *ventricule*.

L'on n'avait pas, jusqu'ici, établi de distinction entre ces deux dernières portions de la région proboscidiennne, et le fait s'explique aisément, puisqu'au simple examen du tube digestif, il est en général difficile de constater l'existence d'un ventricule, distinct de la trompe ; pourtant, chez les *Leanira*, après fixation, ces deux régions sont faciles à discerner, le ventricule a une teinte plus sombre et montre un quadrillage très fin ; tandis que la surface plus claire de la trompe présente des stries annulaires.

Chez tous les Aphroditien, d'ailleurs, c'est sur la ligne de séparation des deux organes que viennent s'insérer en même temps que des *muscles rétracteurs postérieurs* des muscles qui, par leur autre extrémité se rattachent à la paroi de l'intestin, dans sa région antérieure ; ces muscles, pour lesquels je propose le nom de *muscles amortisseurs* sont très développés dans toutes les formes qui ont une trompe entièrement rigide et droite à l'état de repos, c'est-à-dire chez les Polynoiens et Sigalionien ; ils sont, au

contraire très réduits chez les Hermioniens, qui présentent une trompe longue et contournée en anse dans sa région postérieure.

Cette première portion du tube digestif (gaine, trompe et ventricule) occupe dans le corps un espace toujours considérable, mais qui varie naturellement suivant l'espèce examinée. Chez les Polynoiens à corps court, la gaine se termine au quatrième ou cinquième segment et le ventricule débouche dans l'intestin, qui lui fait suite, entre le 11^e et le 15^e anneaux. Chez les grands Sigalioniens (*Sthenelais*, *Leanira*, *Psammolyce*, *Sigalion*) les 15 à 20 premiers anneaux renferment la gaine et le ventricule peut ne se terminer que vers le 40^e segment.

La trompe des Aphroditiens est exsertile et, lorsque l'animal projette en avant la région antérieure de son tube digestif, la gaine se retourne en doigt de gant pour constituer un fourreau, à l'intérieur duquel est projetée la trompe. L'on voit alors se dresser, à l'extrémité de l'organe dévaginé, des papilles dont le nombre et la forme peuvent fournir des caractères utiles à la spécification. Comme nous le verrons, ces papilles dépendent de la trompe. Mais l'on peut dire avec une approximation très suffisante que leur ligne d'insertion marque la limite postérieure de la gaine, dans l'organe à l'état de repos.

Après avoir ainsi délimité les diverses régions de la portion antérieure du tube digestif, passons maintenant à l'examen des caractères propres à chacune d'elles.

GAINE PHARYNGIENNE.

La gaine pharyngienne, qui commence immédiatement en arrière de l'orifice buccal, forme la partie ascendante du tube digestif, puis se recourbe à angle droit pour venir, après un trajet plus ou moins long suivant l'axe du corps, s'aboucher avec la trompe.

Comme, au moment où la portion antérieure du tube digestif est projetée, la gaine, qui occupe dans le corps un espace beaucoup moins considérable que la trompe, doit, en s'extroversant, servir d'enveloppe à cette trompe, l'on peut prévoir que ses parois présenteront, à l'état de repos, des nombreux replis, qui disparaissent lors de l'extroversion; il suffit de regarder une coupe transversale

(fig. 58) et une coupe longitudinale (fig. 59) de la gaine pour se rendre compte de l'importance de ces plissements. La fig. 59 permet

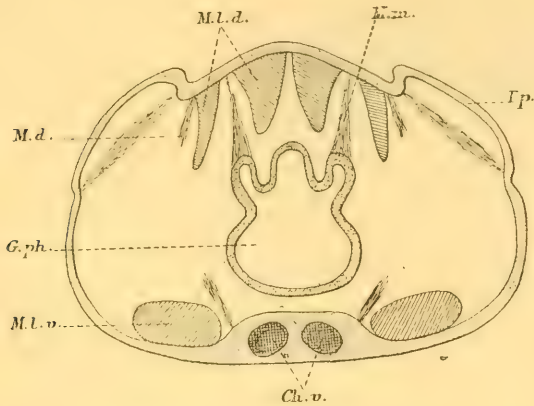


FIG. 58. — *Lepidonotus squamatus* L. Coupe transversale du corps dans la région de la gaine pharyngienne.

en outre de voir comment s'accomplit le raccord entre les deux premières portions de la région proboscidiennne : la gaine forme, dans sa partie postérieure, un repli qui vient coiffer la région antérieure de la trompe.

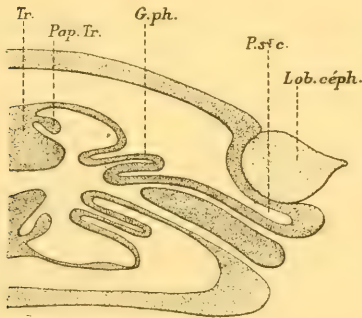


FIG. 59. — *Lagisca rarispina* Sars. Coupe longitudinale du corps dans la région antérieure, montrant les plissements de la gaine.

La structure des parois est très uniforme dans toute l'étendue de la gaine. Sous une cuticule épaisse on trouve un épithélium remarquable seulement par le nombre des cellules bourrées de mucus qu'il contient; il est facile de se rendre compte que sa structure est alvéolaire. Cet épithélium est séparé par

une basale peu nette de la couche sous-jacente des muscles, elle-même enveloppée par le péritoine : la couche musculaire, assez

réduite, comprend des fibres circulaires internes et des fibres longitudinales externes ; ces dernières beaucoup moins nombreuses, ne forment d'ailleurs pas une couche continue.

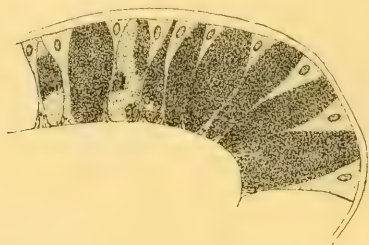


FIG. 60. — *Sthenelais* sp. Épithélium de la gaine pharyngienne.

La cuticule toujours épaisse est particulièrement bien développée chez *Acholoe* et chez les Sigalioniens.

L'épiderme forme toujours des papilles, plus ou moins nombreuses ; chez *Lepidonotus clava*

MONT. par exemple, ces papilles, grandes et en forme de pain de sucre, sont assez écartées les unes des autres (fig. 61 A). Chez *Acholoe* et les Sigalioniens on observe au contraire de très nombreuses papilles cylindriques, serrées les unes contre les autres au point que, latéralement, les cuticules de deux papilles voisines peuvent s'accoler par leur face externe (fig. 61 B, C). Enfin j'ai représenté (fig. 61 D) la forme de ces papilles chez l'*Hermione hystrix* SAV.

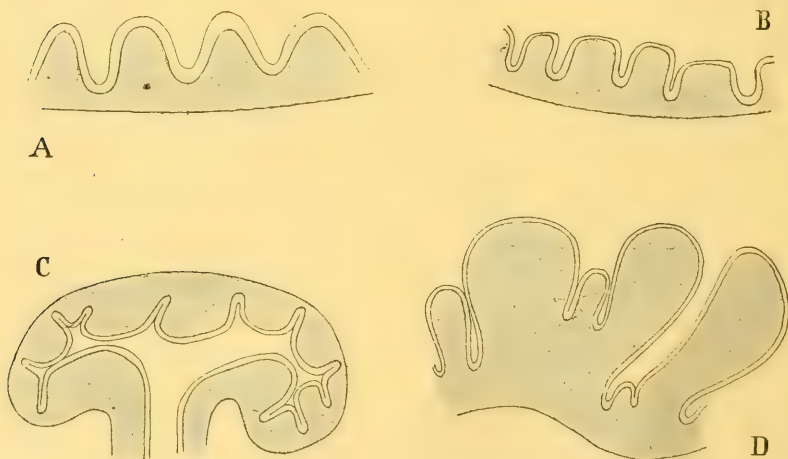


FIG. 61. — Forme des papilles de la gaine pharyngienne.

- A. Chez *Lepidonotus clava* MONT.
- B. Chez *Sthenelais* sp.
- C. Chez *Leanira Giardi* n. sp.
- D. Chez *Hermione hystrix* SAV.

Muscles moteurs. — C'est sur la gaine que viennent s'insérer les muscles moteurs antérieurs de la trompe : on peut les diviser en deux groupes, suivant leur position dorsale ou ventrale.

Nous avons vu, en étudiant la musculature générale, que dans la région antérieure du soma les muscles longitudinaux dorsaux se divisaient chacun en deux faisceaux ; c'est entre ces deux faisceaux que s'insèrent sur les parois du corps deux muscles, un de chaque côté, qui par leur autre extrémité se rattachent à la gaine, latéro-dorsalement. Une seconde série de muscles, ventraux, s'insèrent d'une part sur la gaine, dans sa région moyenne et, par ailleurs, sur la région antérieure et ventrale du corps, au point où prennent naissance les muscles longitudinaux ventraux. Nous avons vu déjà qu'il existe aussi des muscles rétracteurs postérieurs, insérés à la limite de la trompe et du ventricule.

Mécanisme de l'extroversion. — Quelle que soit leur position, dorsale ou ventrale, les muscles antérieurs moteurs ont un double rôle et fonctionnent alternativement comme protracteurs ou rétracteurs de l'organe.

Chez les Aphroditien, comme chez la plupart des Annélides d'ailleurs, le rôle essentiel dans la protraction est dévolu au liquide de la cavité générale et l'on peut décomposer de la façon suivante le mécanisme de l'extroversion totale. Tout d'abord, les muscles moteurs antérieurs, se contractant, amorcent en quelque sorte le mouvement, en attirant en avant, vers l'orifice buccal, les régions moyenne et postérieure de la gaine ; des contractions du corps de l'animal amènent en même temps un afflux considérable du liquide de la cavité générale à la partie antérieure du corps et le mouvement de dévagination de la gaine se poursuit alors, en dehors de toute action des muscles moteurs, sous la seule influence de la pression du liquide cavitaire ; au début de cette seconde phase, l'action de cette pression est encore contrariée par celle du muscle labial inférieur, qui est obligé de se distendre pour livrer passage à la région antérieure de la trompe pharyngienne, entraînée dans le mouvement. Mais plus tard, à partir du moment où vient de passer par l'orifice buccal la partie de la trompe qui a le diamètre le plus considérable, le muscle labial, par son élasticité, favorise au contraire l'action du liquide cavitaire, action dont l'énergie s'affaiblit d'ailleurs d'autant plus qu'une portion plus considérable de la gaine est déjà

dévaginée. Au cours de cette seconde période, les muscles moteurs sont restés passifs et au moment où la trompe est entièrement projetée ils sont tendus au maximum. A ce moment donc, quatre forces en présence se font équilibre : d'une part, la pression du liquide coelomique et l'élasticité du muscle labial, de l'autre l'élasticité des quelques fibres longitudinales de la paroi de la gaine et celle des muscles moteurs. Il suffit, et il faut aussi, que les contractions du corps qui assurent l'afflux du liquide dans la région antérieure viennent à cesser pour que la trompe et la gaine soient ramenées à leur position normale, sous l'influence des muscles moteurs qui, à ce moment là, agissent donc tous comme rétracteurs.

Muscles amortisseurs. — Pour en finir avec cette question, je signalerai ici le rôle des muscles que j'ai appelé amortisseurs ; ils sont insérés d'une part à la limite de la trompe et du ventricule et, d'autre part, sur les parois de la région antérieure de l'intestin,

auxquelles ils forment un revêtement qui se prolonge assez loin vers l'arrière.

Le nom que je leur ai donné rappelle leur rôle physiologique.

Dans l'acte, très rapide, de la projection, la trompe et le ventricule qui, chez les Polynoiens et Sigalioniens dont je m'occupe seulement ici, ne forme avec elle qu'une seule et même masse rigide sont entraînés très brusquement et avec beaucoup d'énergie vers l'avant ; si l'intestin n'était sollicité à suivre ce mou-

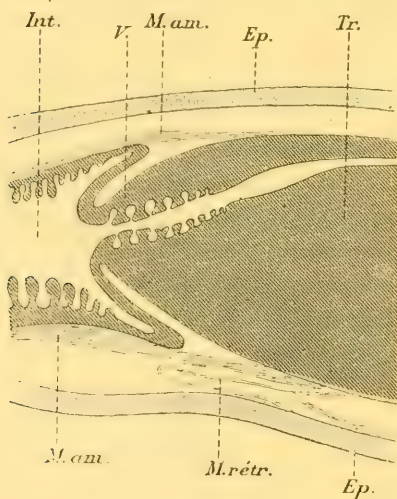


FIG. 62. — *Lepidonotus squamatus* L. Coupe sagittale du corps au niveau du ventricule et de l'intestin.

vement que par la traction que peut exercer à sa partie antérieure le ventricule, il y aurait chances, à raison même de l'énergie et de la brusquerie de cette traction, pour qu'une rupture se produisît sur

la ligne d'attache des deux organes (ventricule et intestin).

Deux dispositions anatomiques parent à ce danger : d'une part, l'intestin forme, à sa partie antérieure, un repli qui coiffe la région terminale du ventricule (fig. 62) ; d'autre part, les muscles amortisseurs, tendus entre la trompe et l'intestin ont sur ce dernier organe une surface d'insertion considérable. Lorsque la trompe est entraînée, ils suivent naturellement le mouvement et, par leur intermédiaire, l'effort de traction se transmet à l'intestin ; mais ils en absorbent une partie, en vertu de leur élasticité et répartissent le reste sur une surface très grande ; les chances de rupture se trouvent diminuées d'autant ; pratiquement, elles sont annulées.

Si l'on admet l'explication qui précède du rôle physiologique des muscles amortisseurs, on se rendra compte que de tels muscles, éminemment utiles aux formes chez lesquelles la trompe et le ventricule forment une masse rigide, deviennent au contraire sans fonctions, ou presque, chez un animal dont la trompe est sinueuse ; ici, en effet, l'amortissement total de l'effort de traction peut être assuré par l'extension de la partie contournée et la dévagination du repli antérieur de l'intestin que nous avons signalé ; c'est ce qui se présente chez l'*Aphrodite* qui, d'ailleurs, ne dévagine jamais complètement sa trompe : la brièveté de la gaine ne permet pas à l'animal de faire saillir hors de l'orifice buccal plus de la moitié de la trompe pharyngienne. Chez cette forme, dont la trompe, absolument rigide dans sa partie antérieure seulement, est recourbée en anse dans son tiers postérieur, les muscles amortisseurs, devenus inutiles, ont presque complètement disparu.

TROMPE PHARYNGIENNE.

Par l'éclat nacré qu'elle présente, par son diamètre plus considérable, par la rigidité plus grande de ses parois, la trompe se distingue facilement de la gaine ; elle se présente, chez les Polynoiniens à corps court, comme une masse de forme ovoïde ; chez les Hermioniens elle tend déjà à prendre une forme plus allongée, mais l'allongement est surtout marqué chez les Polynoiniens à corps vermiforme et chez les Sigalioniens dont le soma est formé de segments très nombreux (genres *Sigalion*, *Sthenelais*, *Leanira*, *Psammolyce*) ; chez ces dernières formes le diamètre de l'organe

est assez réduit, surtout dans le sens horizontal et la trompe apparaît comme comprimée latéralement.

Quel que soit d'ailleurs le type que l'on étudie, on constate facilement, en faisant une section transversale de l'organe que, malgré son diamètre extérieur assez considérable, la trompe ne présente qu'une cavité restreinte qui, dans l'état normal apparaît

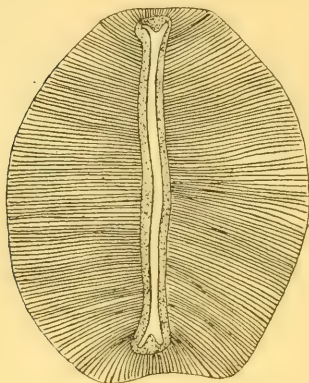


FIG. 63. — *Lepidonotus clava* MONT.
Coupe transversale de la trompe,

sur la section comme une fente allongée dans le plan de symétrie de l'animal. L'épaisseur considérable des parois est due au développement que prend la couche musculaire plus importante ici que dans toute autre région du tube digestif (fig. 63). Sur une coupe, on trouve en effet, de l'intérieur vers l'extérieur, les couches successives suivantes : cuticule, épithélium, basale, couche musculaire et, enfin, revêtement péritonéal ; les muscles constituent à eux seuls les neuf dixièmes au moins de

l'épaisseur totale de la paroi.

La cuticule, très développée ici, limite extérieurement un épithélium dans lequel, au contraire de ce que nous avons vu dans la gaine, les éléments glandulaires sont rares ; il est plus exact de dire qu'ils paraissent rares car, en réalité, la structure est, ici encore, alvéolaire, mais la plupart des alvéoles sont vides de leur contenu (fig. 64 B).

La basale est ici fort nette et atteint chez quelques formes (*Sthenelais*, *Leanira* par exemple) une épaisseur considérable ; la limite interne de cette basale, celle qui est en contact avec l'épithélium présente souvent une série d'encoches qui donnent à son bord un aspect dentelé ; cette basale a d'ailleurs l'aspect d'une cuticule, elle est pleine, solide, homogène ; nous avons déjà eu à signaler cet aspect de la basale dans certaines régions des téguments.

Il est assez difficile, lorsqu'on n'étudie que des coupes transversales de la trompe, de se rendre compte de la disposition des fibres

musculaires dans cette région du tube digestif; les coupes longitudinales sont beaucoup plus instructives à cet égard: elles révèlent l'existence de deux séries de fibres, disposées en groupes distincts;

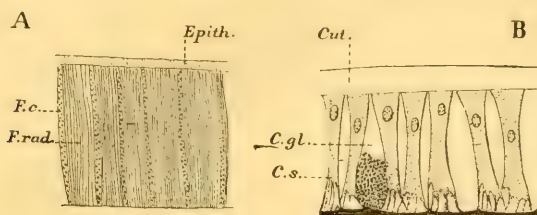


FIG. 64. — Parois de la trompe.

A. *Sigalion Mathildae*

B. *Lagisca varispina*. Épithélium.

la portion la plus importante de la musculature est constituée par des fibres radiairement disposées et groupées en disques assez épais, les intervalles, fort étroits, qui séparent ces disques, sont occupés par des fibres circulaires, beaucoup moins nombreuses (fig. 64 A). Tous ces éléments musculaires sont compris entre la basale et une membrane d'origine péritonéale, limitant nettement le contour de la coupe. Dans la région de la trompe, en effet, le péritoine se dédouble pour former d'une part la membrane en question et, de l'autre, l'espèce de sac enveloppant la trompe que TRAUTSZCH [90] désigne sous le nom de poche du pharynx (*Pharyngealtasche*).

Il peut être intéressant de comparer cette musculature de la trompe que nous venons de décrire chez les Aphroditiens avec celle que l'on rencontre dans le même organe chez les Phyllodociens, en se rappelant que, chez ces derniers, la trompe pharyngienne est loin de présenter la rigidité qu'elle acquiert dans les formes que nous étudions ici. Même chez les Phyllodociens à trompe courte et droite à l'état de repos (*Phyllodoce*, *Eteone*) cet organe, lorsqu'il est en place, présente dans sa région postérieure des plissements qui disparaissent lors de l'extroversion; les fibres longitudinales que GRAVIER [96] a signalées jouent évidemment un rôle dans la formation de ces plissements postérieurs; au contraire, la trompe des Aphroditiens, dépourvue de fibres longitudinales est absolument rigide; il semble naturel d'admettre que, cette rigidité ayant été acquise par suite du développement exceptionnel que prennent ici

les fibres circulaires et radiaires, les fibres longitudinales, ne fonctionnant plus, ont disparu par atrophie.

Nous avons décrit, dans les lignes qui précèdent la musculature des régions moyenne et postérieure de la trompe; la régularité qui s'est manifestée dans la disposition des couches successives de fibres circulaires et radiaires disparaît en effet dans la région antérieure, par suite du développement, à ce niveau, de muscles destinés à mouvoir les mâchoires dont nous parlons plus loin; le plus souvent, aucun signe ne révèle à l'extérieur, la présence de ces muscles maxillaires; mais il arrive parfois aussi que des saillies bien nettes indiquent leur présence et accusent leur contour. C'est le cas par exemple, chez *Sigalion*.

Mâchoires. — Nous savons déjà que les Aphroditiens présentent, d'une façon générale, quatre mâchoires, parfois rudimentaires et cartilagineuses (Hermioniens), mais le plus souvent, au contraire, cornées et bien développées. Ces organes sont disposés en deux paires, l'une droite, l'autre gauche. Contrairement à ce que dit DE QUATREFAGES [65], chaque mâchoire est formée d'une seule pièce, de forme d'ailleurs assez compliquée.

Nous prendrons comme type *Lepidonotus clava* MONT. dont nous décrirons l'armature buccale; les quatre mâchoires étant aussi identiques que possible, il y aura lieu seulement de donner la description de l'une quelconque d'entre elles.

Après avoir extrait du corps la trompe pharyngienne, fendons cet organe tout le long de sa ligne médiane et rabattons ensuite à droite et à gauche les deux parties latérales; nous pourrions alors examiner l'intérieur de la trompe et nous constaterons que, de chaque côté de la ligne médio-ventrale, qui forme l'axe de la préparation, se trouve une dent qui se compose d'une plaque chitineuse de forme trapézoïdale, au-dessous de laquelle on aperçoit une pointe aiguë, vivement colorée en brun et incurvée de façon à ce que sa convexité soit tournée vers l'axe de la préparation; les pointes des deux dents sont donc divergentes; quant aux dents dorsales, l'incision a passé dans l'intervalle qui les sépare et on les retrouve aux deux bords de la préparation.

En tenant compte maintenant de ce fait que nous avons déroulé cette sorte de cylindre que forme la trompe et en rétablissant par la pensée les choses telles qu'elles sont dans l'état normal, nous

verrons qu'en arrière des quatre pointes qui font saillie hors des tissus et sont destinées à saisir la proie et à la dilacérer, se trouve une cavité dont les parois rugueuses, formées par les quatre plaques chitineuses, doivent broyer les aliments dès leur entrée dans la trompe.

Les seules parties fonctionnelles de la dent sont celles que nous venons de décrire, mais ce petit appareil se complique par la formation d'apophyses destinées à assurer sa solide implantation.

En effet, si nous faisons macérer dans une solution concentrée de potasse la trompe préalablement extraite du corps de l'animal, nous pourrons, au bout de quelques heures, isoler complètement la dent des muscles qui l'entourent et constater alors qu'elle présente la forme assez complexe représentée par la figure 65. La dent de *Lepidonotus clava* qui a été dessinée ici est supposée vue par sa face externe, c'est-à-dire par la face qui est plongée dans les tissus de la trompe. Comme l'on voit, la pointe se prolonge en arrière par une longue apophyse et présente en outre sur son bord convexe un appendice moins volumineux qui joue un double rôle ; noyé dans la masse des muscles, il maintient solidement la dent dont il dépend ; de plus les nombreux muscles qui s'insèrent sur sa surface peuvent produire des mouvements variés de l'organe.



Fig. 65.— *Lepidonotus clava* MONT.
Dent vue par la face externe.

L'on comprend facilement, d'autre part, que grâce à la longueur de l'apophyse par laquelle la pointe se prolonge vers l'arrière la résistance à l'arrachement que la dent présente déjà par suite de la disposition signalée plus haut se trouve considérablement accrue ; en même temps le jeu des divers muscles insérés sur cette apophyse peut encore amener des déplacements de la mâchoire. Il est d'ailleurs facile de s'assurer que cette apophyse fait corps avec la plaque

chitineuse, dans une partie au moins de la longueur de celle-ci. Une coupe transversale de la dent, dans la région antérieure de la plaque chitineuse (fig. 66) montre le mode d'union des deux parties. La cavité qui subsiste entre la plaque et l'apophyse est occupée par un tissu d'origine épidermique aux dépens duquel la dent tout entière a pris naissance.

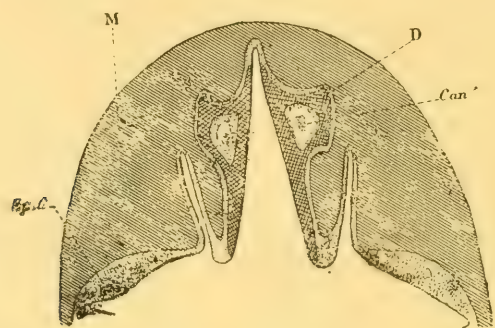


FIG. 66. — *Harmothoe areolata* GR. — Coupe transversale de la trompe dans la région antérieure.

Autant que l'on en peut juger par les figures qu'en donnent les divers auteurs les mâchoires de tous les Aphroditiens sont constituées sur un plan très semblable à celui-là. Chez les autres Polynoiniens que j'ai examinés, j'ai toujours trouvé des dents absolument comparables — on pourrait dire identiques — à celles de *Lepidonotus clava* MONT.



FIG. 67. — *Sigalion squamatum* DELLE CHIAJE. Dent.

Chez les Sigalioniens les parties essentielles de la dent subsistent et leurs dispositions relatives sont conservées; la modification la plus importante porte sur la longueur de l'apophyse postérieure, beaucoup moins développée ici (fig. 67).

Telle qu'elle vient d'être décrite, l'armature buccale des Aphroditiens ne peut être comparée à aucune autre de celles qui ont été signalées jusqu'ici chez les Annélides. Nulle part, en effet on ne retrouve

ces plaques chitineuses qui marquent ici l'entrée de la trompe et sont surajoutées à des crochets aussi puissants que ceux des *Lepidonotus*, des *Sigalion* et des *Acoètes* ; la constatation de ce double fait que la même forme de mâchoires se retrouve chez tous les types étudiés jusqu'ici d'Aphroditidae et qu'elle leur est propre montre une fois de plus combien SCHMARDA, DE QUATREFAGES et CLAPARÈDE avaient raison de vouloir constituer une seule famille comprenant tous les Annélides pourvus d'élytres.

Papilles. — J'ai déjà signalé l'existence, dans la région antérieure de la trompe pharyngienne, de papilles dont la forme et surtout le nombre varient suivant les types examinés.

Je n'ai pu, malheureusement, faire de ces organes une étude aussi complète que je l'aurais désiré ; il est, en effet, difficile d'obtenir de bonnes coupes de la partie antérieure de la trompe, en raison de l'existence des dents, très fortement chitinisées qui, brisées par le rasoir, déchirent les tissus.

En examinant au microscope la trompe dévaginée d'un Polynoiien ou d'un Sigalionien, l'on peut facilement constater que les papilles qui se dressent à son extrémité présentent presque toujours, dans une partie au moins de leur étendue, une coloration jaune, brune, ou même noire.

Sur les coupes, chaque papille apparaît comme un sac, dont la paroi très mince est formée d'une couche de cellules et dont la cavité est très vaste ; dans cette cavité on trouve de petits amas qui comprennent à la fois des éléments figurés parfaitement reconnaissables et de grosses granulations présentant l'une des colorations signalées plus haut (fig. 70).



FIG. 70. — *Lagisca varispina* SARR. Paroi et contenu d'une papille de la trompe.

Je n'ai pu déterminer d'une façon absolument certaine les relations des papilles ainsi constituées avec les organes avoisinants.

Mais, ayant reconnu d'autre part l'existence d'un canal parfait-

tement net tel que celui qui a été représenté sur les figures 68 et 69, je suis enclin à admettre, à l'examen de coupes telles que celle dont la figure 68 représente une partie, que chacune des papilles est en relation par un fin canalicule avec ce canal collecteur qui irait porter

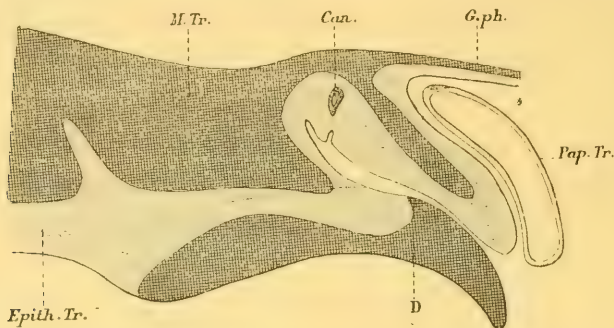


FIG. 68. — *Lagisca varispina* Sars. Coupe longitudinale dans la région antérieure de la trompe.

dans chacune des dents le contenu d'un certain nombre de papilles ; ce canal, en effet, se met en relation avec la dent ; il me paraît très vraisemblable qu'il s'engage dans la cavité que laissent entre elles l'apophyse et la plaque trapézoïde et qu'il constitue là un canal éva-

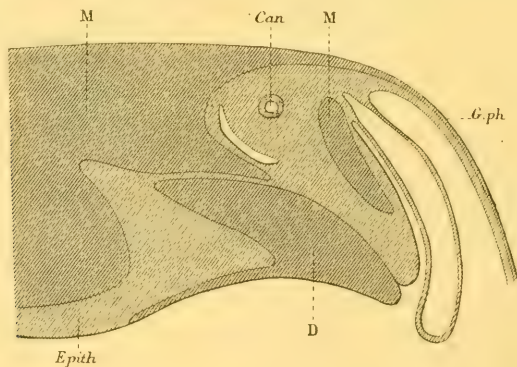


FIG. 69. — *Lagisca varispina* Sars. Coupe longitudinale dans la région antérieure de la trompe.

cuateur du contenu des papilles, analogues à celui que l'on connaît dans la dent impaire de beaucoup de Syllidiens ; il m'a été impossible, sur ce point encore, d'acquiescer une certitude ; on peut retenir, à l'appui de l'hypothèse émise ici, ce fait que dans la région tout à fait

antérieure de la dent, en avant du point où le canal y pénétrerait, la cavité est remplie par un mélange d'éléments figurés et de produits d'excrétion rappelant beaucoup le contenu des papilles.

On voit que, dans le cas où l'hypothèse précédente, d'ailleurs tout à fait vraisemblable, se trouverait justifiée par des recherches ultérieures, l'on pourrait comparer les papilles de la trompe des Aphroditiens aux glandes à venin des Syllidiens ; il est en effet probable que, au moment où l'Aphroditien saisit sa proie, une partie du contenu des papilles est déversée, à l'extrémité de la dent, dans la blessure ; et l'on s'expliquerait ainsi l'effet presque foudroyant de la morsure d'un *Polyodontes* sur une petite dorade, tel que R. St-Loup [89] l'a signalé.

Il resterait encore à déterminer l'origine des amas contenus dans les papilles ; les granulations colorées que l'on y rencontre présentent tout l'aspect de produits d'excrétion ; j'ai vainement cherché, à la suite des injections physiologiques, à constater l'élimination par les papilles de produits injectés ; quant à la partie figurée de ces amas, elle est formée d'éléments très analogues à ceux qui constituent la paroi de la papille et tout l'épithélium environnant.

VENTRICULE.

J'ai dit plus haut que, dans certains cas, des caractères extérieurs fort nets permettent de distinguer l'un de l'autre la trompe pharyngienne et le ventricule. Mais, alors même que ces caractères extérieurs disparaissent, il n'importe pas moins de conserver la distinction que nous avons établie entre les deux régions, car les différences histologiques que je vais signaler entre elles subsistent, quel que soit l'animal étudié.

Ces différences portent :

- 1° Sur la nature du revêtement musculaire des parois ;
- 2° Sur la structure de l'épithélium.

Une coupe transversale du ventricule nous montre en effet les couches suivantes, énumérées en partant de la lumière de l'organe :

- a) La cuticule, qui atteint ici un développement énorme.
- b) L'épithélium, qui forme un petit nombre de grandes papilles.
- c) Une basale peu épaisse, d'aspect semblable à celui d'une cuticule.
- d) Le revêtement musculaire.
- e) Enfin, le péritoine.

Or, il est facile de constater tout d'abord que la couche des muscles est tout entière formée par des fibres circulaires constituant un revêtement dont l'épaisseur, assez considérable dans la région antérieure du ventricule, diminue graduellement à mesure que l'on considère des points plus rapprochés de l'intestin.

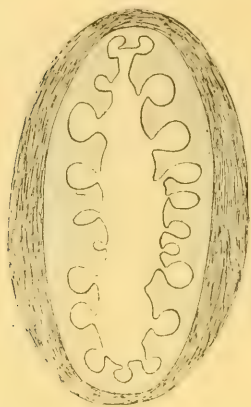


FIG. 71. — *Lepidonotus clava* MONT. Coupe transversale du ventricule

Quant à l'épithélium, les papilles qu'il forme, peu nombreuses et assez peu saillantes dans la région qui avoisine la trompe pharyngienne, ne tardent pas à prendre un développement assez considérable, comme le montre la fig. 71 qui représente une coupe prise dans la région antérieure de l'organe, chez *Lepidonotus clava* MONT. Chacune de ces papilles est comme on voit (fig. 72) formée par un épithélium à plusieurs couches, épithélium alvéolaire, à alvéoles très développés, mais pour la plupart vides de leur contenu. Parmi les alvéoles encore pleins de mucus, il n'est pas rare d'en trouver dont le contenu fuse à travers la cuticule par les pores très fins qu'elle présente. Les couches profondes de l'épithélium, dans la région centrale de la papille, sont formées par des fibro-cellules de remplacement, dont les limites n'apparaissent jamais nettement. De ci de là on trouve, en nombre assez restreint d'ailleurs et toujours au voisinage de la basale, des éléments à protoplasme clair, qui sont des cellules nerveuses dépendant du système stomatogastrique dont les quatre nerfs ne se terminent qu'à la limite postérieure du ventricule, après

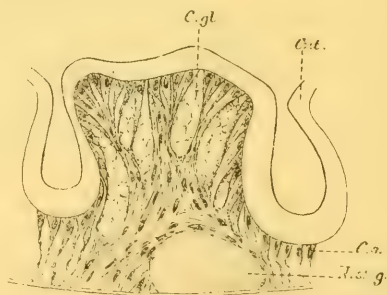


FIG. 72. — *Lepidonotus clava* MONT. Coupe dans une papille épithéliale du ventricule.

avoir accompli dans la gaine, la trompe et le ventricule un trajet tout entier intraépithélial.

En résumé l'épithélium du ventricule est un épithélium à structure alvéolaire qui, en certains points, s'est épaissi pour former des papilles dont la saillie est due au développement de couches profondes de fibro-cellules de remplacement.

Le ventricule se distingue donc bien de la trompe pharyngienne, à laquelle il fait suite, et par la nature de son revêtement musculaire et par la structure de son épithélium.

J'ajouterai que son rôle physiologique est absolument différent.

La trompe est, en effet, un simple organe d'aspiration ou, du moins, son rôle prépondérant paraît être d'aspirer, en même temps que l'eau, les aliments déjà dilacérés par la pointe de dents et grossièrement broyés entre les plaques chitineuses. MALAQUIN [93] a montré que, chez les Syllidiens, la musculature du proventricule, absolument analogue à celle que nous signalons ici dans la trompe, permettait, grâce au jeu alternatif des deux séries de fibres, radiaires et circulaires, la dilatation, suivie de contraction de l'organe et, par suite, l'absorption de l'eau et des aliments qu'elle peut entraîner.

Dans le ventricule, au contraire, les aliments doivent subir une malaxation énergique, entre les sortes de dents formées par les papilles, dont le revêtement cuticulaire acquiert une épaisseur inusitée. L'abondance des éléments glandulaires et le développement considérable qu'ils présentent permettent de penser qu'il y a, dans cet organe, constitution d'un bol alimentaire, formé par des fragments de nourriture enrobés dans du mucus.

COMPARAISON DE LA TROMPE DES APHRODITIENS AVEC CELLE D'AUTRES ANNÉLIDES.

MALAQUIN [93] a fait remarquer qu'il n'est guère possible, en l'absence d'observations relatives au développement, d'établir des homologues entre les diverses parties de la région proboscidiennne dans les différentes familles d'Annélides. En ce qui concerne les Aphroditiens, il se trouve que, postérieurement au travail de MALAQUIN, HAECKER [94] a étudié l'ontogénie d'un Polynoinien; malheureusement, les indications qu'il donne sur le développement du tube digestif se réduisent à peu de choses: dans le plus jeune

stade qu'il ait observé, on trouve sur l'œsophage cilié de la larve un diverticule qui est l'ébauche de la gaine pharyngienne; et HAECKER signale, à la partie profonde de ce diverticule une couche (*äußere Lage*) de cellules qui, dit-il, prennent naissance par une sorte de processus de délamination (*durch eine Art von Abspaltungsvorgang*); il semble résulter de ses dessins que ce sont ces cellules bourgeonnées qui donnent naissance à la trompe pharyngienne et au ventricule.

En rapprochant ces résultats de ceux de MALAQUIN, l'on verra facilement que tout ce que l'on peut déduire de la comparaison, c'est qu'il reste difficile d'établir des homologues; on peut néanmoins admettre que la gaine pharyngienne des Aphroditiens est homologue à l'organe décrit sous le même nom chez les Syllidiens et que, par suite, l'ensemble formé, chez les premiers, par la trompe et le ventricule correspond à celui qui constituent, chez les seconds, la trompe, le proventricule et le ventricule.

Toutefois, si j'ai cru devoir employer les termes de trompe pharyngienne et de ventricule, je n'entends nullement, par l'emploi de ces dénominations, instituer une homologie entre ces organes et ceux que MALAQUIN a désignés sous le même nom.

Je pense, par contre, que la région proboscidiennne des Aphroditiens est absolument comparable à celle des Phyllodociens, étudiés par GRAVIER [96] et chez lesquels on trouve, comme ici, une gaine pharyngienne, une trompe pharyngienne et un ventricule.

En tout cas, il convient de retenir ce fait que l'épithélium, alvéolaire dans toute l'étendue de la région proboscidiennne, rappelle ainsi, par sa structure, le tissu épidermique; ce qui semble d'accord avec le résultat obtenu par HAECKER que la région proboscidiennne est tout entière d'origine épidermique.

INTESTIN.

Si l'on ne tient pas compte du petit repli antérieur dont nous avons déjà signalé l'existence en étudiant le mécanisme de la projection de la trompe, l'intestin s'étend en ligne droite depuis la fin du ventricule jusqu'à l'anus. Sa partie terminale, le *rectum*, qui dérive du proctodeum de la larve, est seule d'origine épidermique; l'intestin proprement dit et les cœcums qui en dépendent reconnaissent une origine endodermique.

Cette portion du tube digestif occupe toujours dans le corps une position axiale. Elle présente la forme « en chapelet » bien souvent signalée par les auteurs et qui résulte de l'existence, dans chaque segment, d'une constriction annulaire plus ou moins marquée ; chez la plupart des Annélides, c'est au point où il traverse le dissépiment que l'intestin a son diamètre minimum ; chez les Aphroditien, il m'a semblé au contraire que, dans la plupart des cas la partie la plus large du tube digestif se trouvait au niveau de cette cloison intersegmentaire.

La structure des parois de l'intestin proprement dit est toujours très simple : sous un épithélium qui peut, ou non, former des papilles, on trouve une couche musculaire très réduite, enveloppée par le péritoine. La couche des muscles est composée de fibres circulaires internes et de fibres longitudinales externes.

Quant à l'épithélium, il ne présente rien de bien particulier : il est formé de cellules cylindriques plus ou moins allongées ; un grand nombre de ces éléments sont bourrés dans leur partie périphérique de petits sphérules d'aspect huileux, dans lesquels il faut sans doute voir des produits de la digestion absorbés par l'épithélium intestinal.

Le rectum est cilié dans toute son étendue et sa paroi est ornée de nombreuses papilles, dues à la formation de plusieurs couches de cellules au dessous de la couche limitante ciliée. J'ai observé une fois, dans ces papilles, de gros amas jaunâtres qui étaient certainement des produits d'excrétion ; des amas analogues se retrouvaient d'ailleurs au voisinage du rectum, dans des dépendances de la cavité générale. L'animal sur lequel a été faite cette observation était un *Lepidonotus clara* MONT. Peut-être faut-il voir là l'indication de ce fait que dans certains cas le rectum peut jouer un rôle excréteur analogue à celui de l'intestin urinaire des Syllidiens. Cette observation doit être rapprochée de celle, tout à fait analogue, faite par CLAPARÈDE [68] sur *P. (Harmothoe) spinifera* EHL.

CÆCUMS.

Les cœcums, à contenu brunâtre ou d'un jaune clair ont été considérés par beaucoup d'observateurs comme des glandes hépatiques ; mais la plupart de ces auteurs n'ont donné, à l'appui de l'opinion qu'ils émettaient ainsi aucune preuve physiologique, ni aucune démonstration basée sur l'histologie du cœcum.

La première tentative sur ce sujet est, je crois, due à SELENKA [73] ; il a représenté dans la figure 8 de la planche IV de son mémoire les cellules du cœcum d'*Aphrodite aculeata* L. ; elles auraient, d'après lui, une forme cubique et seraient pourvues d'un énorme noyau brun ; elles renfermeraient en outre de petites concrétions, dont chacune est entourée d'une zone plus claire de protoplasme.

KALLENBACH [83] a étudié fort rapidement les cœcums et leur épithélium glandulaire qu'il a d'ailleurs mal vu, on peut l'affirmer à l'examen de la figure qu'il en donne.

Enfin HASWELL [83] a publié une description anatomique et histologique des cœcums des Aphroditiens ; je me contente de signaler ici ce travail, car j'aurai à revenir sur les résultats obtenus par cet auteur.

Forme. — La disposition et la forme des cœcums sont trop connues pour qu'il soit nécessaire d'insister longuement sur ce sujet ; on sait que, dans la région occupée par l'intestin proprement dit, chaque segment renferme une paire de ces organes ; il y a cependant quelques exceptions à cette règle : chez certaines formes il existe des cœcums dans des segments qui précèdent celui où commence l'intestin ; l'*Aphrodite aculeata* L. est dans ce cas ; on trouve déjà une paire de cœcums dans le huitième anneau, alors que l'intestin commence au quatorzième seulement ; TRAUTZSCH [90] dit que, chez les Polynoiens, il a toujours trouvé des cœcums à partir du huitième segment. KALLENBACH [83] a vu, par contre, chez *Polynoe cirrata* O. F. MÜLLER le premier de ces organes dans le treizième anneau ; et DE ST-JOSEPH [88] considère, avec raison selon moi, comme exceptionnel le cas de la forme qu'il a décrite sous le nom d'*Harmothoe cœliaca*, laquelle possède des cœcums dans le neuvième segment et dans tous ceux qui suivent, la région proboscidiennne du tube digestif s'étendant d'ailleurs jusqu'au douzième anneau ; chez la plupart des formes que j'ai étudiées, *Lepidonotus clava* MONT., *L. squamatus* L., *Harmothoe arcolata* GR., *H. impar* JOHNST., *Lagisca extenuata* GR., *L. rarispina* M. SARS, *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE les cœcums n'apparaissent que dans l'anneau où se termine la trompé. Mais, chez *Hermadion pellucidum* EHL., on les trouve à partir du dixième segment alors que l'intestin n'apparaît qu'au onzième.

Quoi qu'il en soit, chaque cœcum s'ouvre latéro-dorsalement

dans l'intestin par une boutonnière bordée de cils gigantesques. De cette boutonnière part un *col* plus ou moins long qui conduit

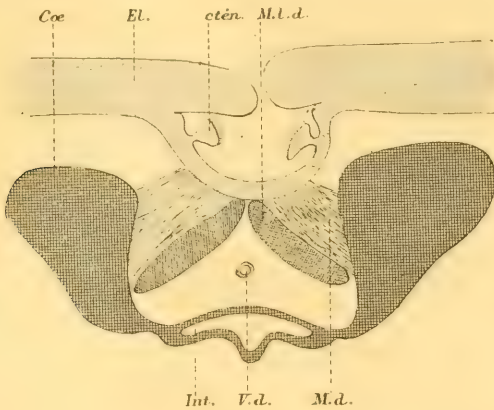


FIG. 73 A. — Forme du cœcum chez les Sigalioniens.

dans le cœcum proprement dit ; celui-ci présente les formes les plus variées ; passons-les rapidement en revue, en partant des types les plus simples, réalisés chez les Sigalioniens ; le cœcum apparaît ici comme une poche piri-forme dont le fond se loge dans la cavité de l'élytrophore, au voisinage de la base de la branchie (fig. 73 A). Sa surface est d'ailleurs sillonnée de nombreux plis plus ou moins profonds.

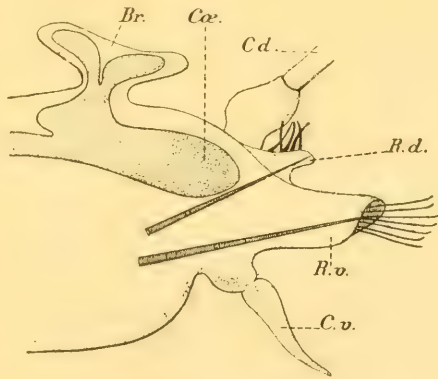


FIG. 73 B. — *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE.
Disposition du cœcum.

Chez *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE la partie du cœcum logée dans l'élytrophore (ou dans le tubercule branchial, suivant l'anneau) est très nettement bilobée ; en outre on constate l'existence d'un diverticule assez important qui se détache ventralement de la partie principale (fig. 73 B).

Nous allons voir ce diverticule se développer chez les autres Polynoiniens en même temps que, d'ailleurs, le sac dorsal se réduira un peu ; et, chez les formes dont nous parlons, on peut diviser l'ensemble du cœcum en quatre parties (fig. 73 C) : 1^o le col, toujours court ; 2^o un sac dorsal qui, chez toutes les formes étudiées par moi



FIG. 73 C. — Cœcum de Polynoinien.

est de forme ovoïde ; 3^o une portion plus étroite qui, s'infléchissant vers la face ventrale débouche dans ce que nous appellerons 4^o le sac ventral. La forme de cet ensemble est très variable, puisque l'organe tout entier est animé de mouve-

ments de contraction qui modifient à chaque instant son aspect extérieur.

Chez les Hermioniens, le col est plus long ; le sac dorsal a une forme très ramifiée ; il présente un grand nombre de diverticules pénétrant dans l'élytrophore ou le tubercule branchial ; le col qui fait suite à ce sac dorsal est très allongé ; maintenu en place par des brides musculaires, il décrit dans un plan perpendiculaire à l'axe du tube digestif une anse qui vient se terminer dans le sac ventral ; celui-ci, de forme ovoïde, généralement distendu par l'accumulation à son intérieur d'un liquide brunâtre repose directement sur les muscles obliques inférieurs (fig. 74).

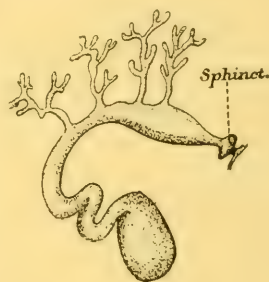


FIG. 74. — *Aphrodite aculeata* L. Cœcum.

Histologie. — La boutonnière par laquelle le col vient déboucher dans l'intestin présente une disposition telle que l'émission des produits contenus dans le cœcum ne puisse être continue. Tous les auteurs sont d'accord sur ce point ; mais ils ne s'entendent pas sur le dispositif par lequel se trouve assurée la fermeture du sac cœcal. De QUATREFAGES [65] parle d'un sphincter ; MALARD [91] dit que, chez *Aphrodite aculeata* L., il existe à

l'entrée de chaque cœcum deux noyaux pseudocartilagineux, cordiformes et aplatis, réunis entre eux par des fibres musculaires, comme les valves d'un soufflet le sont par le cuir ; la contraction de ces fibres, en comprimant l'un contre l'autre les deux noyaux, oblitérerait l'ouverture. J'ai pu vérifier l'existence de cette disposition anatomique ; mais j'ajouterai que les deux « noyaux pseudocartilagineux » sont formés chacun par un épaississement de l'épithélium ; la partie épaissie présente d'ailleurs ce caractère d'être formée de cellules très petites, très serrées, ce qui donne à l'ensemble un aspect particulièrement dense. Ce n'est là que l'exagération d'un fait normal chez les Aphroditens : au point où le cœcum débouche dans l'intestin, l'épithélium acquiert toujours une épaisseur beaucoup plus considérable que partout ailleurs et forme ainsi une espèce de bourrelet qui rétrécit l'orifice du col. Très fréquemment le cœcum aborde obliquement le tube digestif, en sorte que le col accomplit un trajet plus ou moins long dans la paroi de l'intestin ; et le sphincter est, dans ce cas, formé par la musculature même de l'intestin ; sinon, il y a des fibres musculaires spéciales entourant le col à son origine.

Ce col lui-même a une structure simple, qui rappelle d'assez près celle des parois de l'intestin, au moins au voisinage de l'orifice. Mais, à mesure que l'on considère des points plus éloignés de la boutonnière initiale on constate un caractère glandulaire de plus en plus marqué ; en sorte que, au point de vue histologique, comme aussi au point de vue morphologique, il est difficile de préciser la limite entre le col, simple canal d'évacuation, et le sac dorsal, organe glandulaire, qui lui fait suite immédiatement.

Avant de décrire la structure histologique du cœcum proprement dit, je dois signaler ici une opinion émise par HASWELL [83]. Cet auteur admet que la masse fluide, jaunâtre ou brune, dont est presque toujours rempli le sac ventral est évidemment de la nourriture subissant le processus de la digestion sous l'action d'un liquide sécrété par la partie dorsale du cœcum *et par cette partie seulement*. HASWELL ajoute que cette opinion est corroborée par l'étude histologique du cœcum, puisque le sac dorsal seul est glandulaire, les parois du sac ventral ayant une structure absolument comparable à celle de l'intestin.

Deux séries de faits me paraissent contredire absolument cette théorie de HASWELL.

Tout d'abord, en examinant les fèces d'un *Lepidonotus* ou d'une *Aphrodite* par exemple, on y trouve toujours de nombreux débris animaux et, en particulier, un grand nombre de fragments de crustacés; certains de ces fragments (articles de pattes, revêtement chitineux d'un somite tout entier) ont une taille telle qu'il est matériellement impossible qu'ils aient pu se loger dans le cœcum et, à plus forte raison, en franchir le col.

L'observation complémentaire de la précédente est facile à faire; il suffit d'examiner le contenu d'un cœcum; je n'ai jamais pu y trouver la moindre parcelle de nourriture et je me suis toujours facilement expliqué la présence des divers éléments observés sans avoir besoin d'admettre que le cœcum contient autre chose que les produits de la sécrétion de sa paroi.

Néanmoins, pour assurer ma conviction sur ce point, j'ai fait à plusieurs reprises l'expérience suivante: dans l'intestin d'un certain nombre d'*Aphrodite aculeata* L. bien vivantes j'injecte une forte dose de carmin très finement pulvérisé et tenu en suspension dans l'eau. Les animaux ainsi traités sont ouverts d'heure en heure et le contenu des cœcums examiné au microscope. Je n'ai jamais pu y trouver la moindre trace de carmin.

En second lieu, chez tous les Aphroditiens que j'ai étudiés, la structure des parois du cœcum est toujours bien différente de celle des parois de l'intestin et il m'a été impossible de constater, au point de vue histologique, aucune différence entre les sacs dorsal et ventral.

Des faits précédents je conclus que :

1° Les aliments ne pénètrent pas dans les cœcums ;

2° Les cœcums sont, dans toute leur étendue, des organes glandulaires; leur contenu est tout entier constitué par la sécrétion de leurs parois.

Je prendrai d'abord pour type l'*Aphrodite aculeata* L. et m'occuperai de la structure de la paroi du cœcum dans cette forme.

Trois sortes de cellules se rencontrent ici dans l'épithélium.

Tout d'abord des cellules assez petites, à protoplasma dense, non vacuolisé, me semblent devoir être considérées comme des éléments jeunes, encore indifférenciés et qui évolueront plus tard pour donner l'une ou l'autre des deux formes suivantes.

Pour plus de commodité, je suppose dès maintenant connue la fonction de ces deux autres catégories de cellules et les désigne sous les noms de cellules sécrétrices et de cellules excrétrices.

Ces dernières présentent la structure suivante : au voisinage de la basale, dans la partie profonde de la cellule, on trouve un noyau, toujours assez petit, plongé dans une masse de protoplasme dense. A mesure que l'on s'éloigne de la basale, on observe dans le protoplasme des traces de vacuolisation de plus en plus marquées et, dans la partie périphérique de chacune des cellules, de nombreuses vacuoles renferment un liquide incolore dans lequel flotte une concrétion jaunâtre. Parmi ces vacuoles, il en est toujours une, beaucoup plus développée, qui renferme un énorme amas de concrétion jaune ou brunâtre.

Les cellules sécrétrices se distinguent facilement des précédentes soit qu'on examine l'organe à l'état frais, soit qu'on l'étudie sur des coupes ; dans leur protoplasme, qui n'est creusé d'aucune vacuole flottent, isolées ou réunies en amas, des gouttelettes hyalines, en nombre plus ou moins grand, de 4 ou 5 à 20 et plus, ceci à l'état frais ; sur les coupes, les gouttelettes se colorent en rouge vif par l'éosine, tandis que le protoplasma reste rose ; si l'on a fixé l'organe en employant la liqueur chromo-acéto-osmique de FLEMING ou un liquide osmique quelconque, les gouttelettes prennent une coloration grisâtre et, lorsqu'on colore ensuite à la safranine, elles se teintent en rouge-orangé. C'est là, comme l'on sait, une double réaction que présentent souvent les ferments.

Toujours composé de trois sortes d'éléments qui viennent d'être décrits, l'épithélium des cœcums d'*Aphrodite* m'a d'ailleurs, présenté deux types de structure.

Dans un premier cas, les cellules sont groupées en papilles plus ou moins saillantes et chacun des éléments différenciés constituant la paroi présente une forme en massue ; sa base est comprimée entre les cellules voisines, tandis que sa partie périphérique élargie fait hernie dans la cavité du cœcum ; s'agit-il d'une cellule excrétrice, c'est toujours à la périphérie, dans la portion élargie que se trouve la grosse vacuole renfermant l'amas de concrétion dont nous avons parlé plus haut. Les cellules sécrétrices sont remplies de gouttelettes de ferment, particulièrement abondantes dans leur partie périphérique. Quant aux cellules jeunes, indiffé-

renciées, elles sont intercalées aux éléments précédents, dans la profondeur de l'épithélium, et leur sommet n'atteint pas encore la périphérie de la papille (fig. 75).

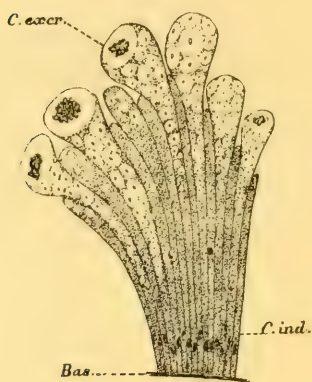


FIG. 75. — *Aphrodite aculeata* L.
Papille du cœcum formée de
cellules excrétrices

J'ai souvent observé aussi une autre disposition; au lieu de former des papilles, l'épithélium présente partout la même hauteur et est constitué par des éléments cylindriques de deux sortes seulement: des cellules indifférentes et des cellules excrétrices; les premières sont, comme toujours, assez réduites; les secondes, vues en coupe optique rappellent le dessin qu'a donné SELENKA [73]; la grande vacuole, contenant toujours son amas de concrétions, occupe à peu près le centre de la cellule, qui peut

passer pour cubique et, tout autour, se trouvent réparties les petites vacuoles décrites plus haut. L'on voit l'erreur dans laquelle est tombé SELENKA; le véritable noyau de la cellule, petit, presque appliqué sur la basale, lui a échappé, et le noyau brunâtre énorme qu'il décrit n'est autre chose que la masse de concrétion, placée en effet au centre de la cellule; les zones claires du protoplasme entourant les petites concrétions correspondent aux vacuoles.

Existe-t-il une relation entre les deux types de structure dont je viens de parler? Sont-ce là des étapes successives de la différenciation de la paroi? C'est ce que je n'ai pu déterminer.

Je n'ai observé non plus aucune relation entre l'état de vacuité ou de réplétion du cœcum et la structure de sa paroi.

Il me reste enfin à dire un mot de la répartition des deux séries d'éléments, sécréteurs et excréteurs. J'ai cru d'abord qu'il y avait



FIG. 76. — *Aphrodite aculeata* L. Cellule sécrétrice de la paroi du cœcum.

division du travail entre les diverses parties du cœcum, le sac ventral étant exclusivement excréteur et la partie dorsale seulement sécrétrice. Il n'en est rien en réalité : en un point quelconque du cœcum on peut trouver l'une ou l'autre des deux catégories de cellules et il n'y a à faire ici que les remarques suivantes : d'abord, les éléments excréteurs prédominent toujours ; en second lieu, c'est une règle à peu près générale que des plages entières de la paroi sont exclusivement composées d'éléments sécréteurs ou d'éléments excréteurs, toujours entremêlés, bien entendu, de cellules indifférenciées. Il est excessivement rare, par exemple, de trouver dans une même papille les deux catégories d'éléments. Et, dans la partie ramifiée du sac dorsal, un cul-de-sac donné est, dans l'immense majorité des cas, tout entier sécréteur ou tout entier excréteur.

Dans des papilles telles que celles que j'ai décrites et figurées, la partie d'une cellule qui fait hernie dans la cavité du cœcum est séparée par un étranglement plus ou moins net de la portion sous-jacente : il est facile de comprendre qu'en s'accroissant cet étranglement peut amener la chute de la partie qui est située au-dessus de lui. C'est en effet ce qui arrive et c'est de cette façon que se constituent, évidemment, les « ballots d'excrétion » dont je donne ici un dessin (fig. 77) et que l'on rencontre en abondance dans le contenu du cœcum. Plus tard, par suite sans doute du brassage continu que subit le contenu du cœcum, ces ballots se résoudront en vacuoles qui mettront en liberté leurs concrétions. Cependant quelques-uns de ces amas résistent à l'action mécanique due aux contractions du cœcum et on les retrouve intacts dans les fèces (1).



FIG. 77. — *Aphrodite aculeata* L. Ballots d'excrétion (contenu du cœcum).

Quant aux cellules sécrétrices elles mettent sans doute leur contenu en liberté par un processus analogue. Mais leur enveloppe doit être beaucoup plus fragile car je n'ai jamais observé de « ballots » de boules de ferment ; ces gouttelettes de ferment sont toujours libres au sein du contenu liquide du cœcum.

(1) Ce sont ces ballots d'excrétion que PALLAS (1768) avait signalés et qu'il prenait pour des fragments d'algues brunes dilacérées.

Chez les Polynoiniens, la structure des parois du cœcum a été étudiée, ainsi que nous le savons, par HASWELL [83] ; nous avons vu aussi qu'il faut étendre à tout le cœcum les résultats suivants, que l'auteur anglais ne fait vrais que pour le sac dorsal ; il existe, d'après HASWELL, deux sortes de cellules ; les unes, sphériques ou ovoïdes, avec une membrane délicate mais bien distincte et un contenu jaune d'or, huileux ; elles contiendraient un noyau ou, plus fréquemment, deux ou trois. Avec ces cellules jaunes (*yellow cells*) on trouve un nombre considérable d'éléments bien différents : chacun d'eux est formé d'une fine membrane d'enveloppe, enfermant un certain nombre d'alvéoles dont chacun contient un corps verdâtre, sphérique, homogène, probablement de nature huileuse.

HASWELL pense que ces cellules à alvéoles sont des états jeunes des cellules jaunes.

On reconnaîtra facilement, d'après cette description de HASWELL, les cellules à ferment ou sécrétrices (*yellow cells*) et des cellules excrétrices analogues à celles que nous avons signalées chez l'*Aphrodite*.

J'ai d'ailleurs pu vérifier l'exactitude des observations que je viens de rapporter et constater, sur tous les Polynoiniens que j'ai étudiés, l'existence des deux sortes de cellules que signale HASWELL. Je ne crois pas, contrairement à ce qu'il dit, que les cellules jaunes aient jamais plus d'un noyau. En outre je dois noter que, dans la plupart des cas, les cellules excrétrices ont une grande vacuole comparable à celle qui a été signalée plus haut chez *Aphrodite* et renfermant, comme celle-ci, une masse de concrétion énorme.

Les cellules excrétrices se trouvent mêlées dans toute l'étendue du cœcum aux cellules indifférentes et aux cellules sécrétrices ; l'on peut ajouter qu'elles jouent un rôle prépondérant dans la constitution de la paroi du cœcum.

Chez les Sigalioniens, j'ai retrouvé dans les cœcums une structure de tous points comparable à celle que j'ai décrite plus haut chez l'*Aphrodite*. Chez *Leanira Giardi* n.sp. par exemple, on reconnaît sans peine l'existence des trois sortes de cellules que j'ai appelées indifférentes, sécrétrices et excrétrices ; les seules particularités à noter sont les suivantes.

Les cellules sécrétrices contiennent des boules de ferment beaucoup moins nombreuses et, par compensation, plus volumi-

neuses que chez l'*Aphrodite*. Ces cellules m'ont paru être moins abondantes encore que chez les Hermioniens.

Les cellules excrétrices, très nombreuses et bien développées sont presque entièrement remplies par de petites concrétions qui, même sur des coupes colorées à l'hématoxyline-éosine ou au carmin de GRENACHER, conservent une coloration jaune fort nette ; chacune de ces concrétions remplit presque une vacuole ; il est, en général, très difficile, pour ne pas dire impossible, de retrouver sur les coupes la trace des parois de cette vacuole.

Les mêmes observations s'appliquent à *Sthenelais Idunae* RATHKE.

Les caractères généraux du cœcum, chez *Sigalion squamatum* DELLE CHIAJE et *Psammolyce arenosa* DELLE CHIAJE sont les mêmes que chez *Leanira Giardi* n. sp. ; les cellules à ferment présentent absolument les mêmes caractères. Mais les cellules excrétrices rappellent de beaucoup plus près celles du cœcum d'*Aphrodite* ; on peut y apercevoir les concrétions, très petites ici, au centre des mailles du réseau protoplasmique alvéolaire.

J'ai observé chez *Sigalion* la production d'un nombre énorme de gouttelettes que j'avais d'abord cru devoir comparer à celles que MALAQUIN [93] et FAUVEL [97a] ont signalées chez les Syllidiens et les Ampharédiens et dont l'existence est d'ailleurs générale chez les Annélides. Mais j'ai pu distinguer dans celles que j'examinai à un fort grossissement un reticulum protoplasmique et des concrétions très petites, en sorte qu'il me paraît indiqué de les assimiler aux « ballots d'excrétion » dont j'ai noté plus haut la présence chez les Hermioniens.

Physiologie. — Il est difficile de ne pas être frappé de la ressemblance qui existe entre les cellules à vacuoles décrites plus haut et certaines des cellules que FRENZEL et BARFURTH ont signalées depuis longtemps dans le foie de divers Mollusques. Si l'on compare, en effet, la structure de nos « cellules à vacuoles » avec celle des éléments que FRENZEL a nommé « *Fermentzellen* » on ne trouvera entre ces deux types que des différences de détail.

Je crois devoir rappeler ici que FRENZEL a distingué dans le foie des Mollusques deux catégories d'éléments, à savoir :

1° Des cellules (*Fermentzellen*) qu'il a d'abord considérées comme chargées de sécréter les ferments digestifs, d'où le nom qu'il leur donne ;

2° Des cellules (*Körnerzellen*) auxquelles il attribua primitivement un rôle excréteur.

Plus tard, il a admis que les deux types d'éléments, bien que différents de structure, ont des fonctions semblables et jouent tous deux un rôle dans la digestion.

CUÉNOT et HECHT, qui ont repris l'étude de la question chez les Pulmonés et les Nudibranches, ont montré, par la méthode des injections physiologiques que, si les *Körnerzellen* sont bien des cellules sécrétant un liquide digestif, les *Fermentzellen*, par contre, ne jouent aucun rôle dans la digestion et sont purement et simplement des cellules excrétrices.

Dès lors, l'on peut se demander si la ressemblance de structure que nous avons constatée plus haut ne serait pas l'indice d'une analogie de fonctions et si, par suite, les cellules à vacuoles des cœcums des Aphroditiens ne possèderaient pas un rôle excréteur.

Une pareille hypothèse est d'ailleurs parfaitement légitime, car, chez d'autres Annélides que les Aphroditidæ, on a constaté depuis longtemps qu'une partie au moins de l'intestin a une fonction excrétrice très nette : l'intestin urinaire des Syllidiens est connu depuis les recherches de CLAPARÈDE. Et, en ce qui concerne les Aphroditiens eux-mêmes, H. EISIG [87] a déjà émis l'opinion que les cœcums peuvent jouer un rôle dans l'excrétion.

Depuis l'apparition du travail d'EISIG, KOWALEWSKI a introduit dans la technique la méthode dite des injections physiologiques ; on sait en quoi elle consiste : on introduit dans le cœlome de l'animal une petite quantité de la substance dont on veut étudier l'excrétion ; au bout de quelques heures, les organes par l'action desquels cette substance doit être ultérieurement éliminée ont absorbé toute la matière colorante et pris par suite une teinte plus ou moins vive qui les décèle facilement, lorsqu'on dissèque l'animal.

Pour les animaux marins, l'expérience a montré que l'on obtenait les meilleurs résultats en dissolvant le colorant soit dans l'eau de mer, soit dans le liquide cœlomique de l'animal étudié. Si l'animal est suffisamment gros, on injecte une faible dose de la solution ; si sa taille ou sa trop grande fragilité ne permettent pas cette opération on fera vivre l'animal dans l'eau chargée de la substance colorante ; il absorbe toujours quelque peu de cette eau en même temps que les aliments ; la matière colorante ainsi ingérée passe du tube digestif dans le cœlome et est ensuite excrétée.

Excrétion. — J'ai appliqué cette méthode à quatre espèces d'Aphroditien que je pouvais me procurer en abondance à Cette : *Aphrodite aculeata* L., *Lepidonotus clava* MONT., *Lagisca extenuata* GR. et *Hermadion pellucidum* EHL. Les trois Polynoiens, très fragiles se sont toujours autotomisés quand j'ai tenté les injections ; aussi ai-je employé pour eux la méthode indirecte signalée plus haut ; l'*Aphrodite*, au contraire, est un animal très résistant supportant facilement l'injection.

Les résultats obtenus ayant été identiques dans les quatre cas, je ne m'occuperai, dans ce qui va suivre, que de l'*Aphrodite*.

Voici comment j'opérais : la substance colorée était dissoute dans une certaine quantité de liquide cavitairé d'*Aphrodite* et je laissais reposer longtemps la solution ainsi faite, afin de permettre le dépôt, et pour supprimer toute chance d'introduction dans le corps de particules solides, qui viennent compliquer l'expérience, et peuvent la fausser. Avec une fine canule de verre, je piquais l'animal à la base d'un pied ; dès que la pointe de la canule a pénétré dans le coelome, le liquide de la cavité générale fait irruption dans le tube et monte jusqu'à un certain niveau, où il se fixe ; je retire alors le tube, en expulse le liquide ainsi extrait du corps de l'animal et le remplace par une quantité un peu supérieure de la dissolution préparée à l'avance. Je pique à nouveau et, par insufflation, introduis dans la cavité du corps la dissolution colorée ; l'animal ainsi traité est ensuite isolé dans une quantité d'eau de mer fraîche aussi grande que possible ; si la canule est suffisamment fine et si l'injection a été convenablement faite, c'est-à-dire si l'on n'a pas introduit d'air dans la cavité du corps, l'*Aphrodite* mise en expérience survit à l'opération et pourra être disséquée au bout d'un temps plus ou moins long.

Ce procédé opératoire paraîtra peut-être un peu compliqué. J'ai cependant été conduit à l'adopter par les considérations suivantes : il est parfois difficile de faire l'injection lorsqu'on n'a pas vidé au préalable le coelome d'une partie du liquide qu'il contient : la pression de ce liquide dans le corps est assez considérable et la vaincre peut, dans certains cas, exiger des efforts pénibles. En outre, lorsqu'on ajoute à *tout* le liquide contenu dans la cavité générale une quantité un peu notable de la dissolution, on augmente, *ipso facto*, la pression à l'intérieur du corps et l'on risque de fausser l'expérience (Cuénot) ou de tuer l'animal.

J'ai expérimenté, dans les conditions que je viens d'indiquer, les quelques substances suivantes :

Indigo-carmin.	Carminate d'ammoniaque.
Fuchsine-acide.	Teinture de tournesol.
Vésuvine.	
Safranine.	
Vert de Méthyle.	

En ce qui concerne les cœcums, les résultats ont été constamment négatifs avec les deux substances de la colonne de droite. Nous pouvons noter, dès maintenant, qu'elles sont absorbées par les néphridies.

Au contraire, les cinq substances qui se trouvent dans la colonne de gauche m'ont donné des indications très nettes sur le rôle des cœcums et les expériences que j'ai faites en les injectant me permettent d'affirmer que ces organes ont une fonction excrétrice.

Au bout de quelques heures, en effet, toute la matière colorante injectée se retrouve dans les cellules à vacuoles ; l'absorption par ces éléments du cœcum est immédiatement mise en évidence par la teinte plus ou moins vive que prennent ces dépendances du tube digestif.

Cette teinte est :

Vert pâle	avec le	Vert de méthyle.
Bleuâtre	»	Indigo-carmin.
Jaune ochracé	»	Vésuvine
Rouge	»	Fuchsine-acide.
Rouge	»	Safranine.

La coloration est toujours appréciable. Mais une méthode simple pour constater son existence consiste à placer à côté du cœcum examiné un cœcum normal, appartenant à une *Aphrodite* témoin ; le contraste est saisissant.

Si l'on examine maintenant au microscope la paroi du cœcum, préalablement dilacéré avec des aiguilles, on constate que c'est dans les cellules à vacuoles et dans celles-là seulement que se trouve la matière colorante ; dans la plupart des cas, elle teinte simplement le liquide des vacuoles ; mais j'ai observé à plusieurs reprises qu'après l'injection de safranine les petites concrétions présentaient une teinte rouge assez vive, tandis que le liquide dans lequel elles flottaient m'a paru à peine teinté.

Il serait téméraire à moi d'affirmer, après cette série, somme toute assez restreinte, d'expériences que les seuls organes excréteurs des Aphroditens sont les néphridies d'une part, les cœcums de l'autre; ce que je puis dire, par contre, c'est que toujours j'ai vu l'excrétion des substances énumérées plus haut localisée dans les seuls organes où je l'ai signalée; pour moi, donc, les cœcums éliminent et sont seuls à éliminer l'indigo-carmin, le vert de méthyle, la vésuvine (brun Bismarek), la safranine et la fuchsine acide, de même que l'élimination du carminate d'ammoniaque et de la teinture de tournesol bleue se fait exclusivement par la voie des néphridies.

Cette constatation n'a d'ailleurs rien qui soit de nature à nous étonner. Des données aujourd'hui acquises sur l'excrétion il semble en effet résulter ce fait que, dans presque toute la série animale, l'indigo-carmin d'une part, le carminate d'ammoniaque de l'autre sont éliminés par des voies différentes: les cellules qui excrètent l'indigo-carmin n'absorbent pas le carmin ammoniacal, et réciproquement; sans être absolue, cette loi présente un caractère de généralité et nous ne faisons, dans le cas présent, qu'en constater une application nouvelle. Comme la plupart des Invertébrés, les Aphroditens ont un « rein à indigo-carmin », le cœcum, et un « rein à carminate » la néphridie.

Mais, chez la majorité des formes où le rein à indigo-carmin a été étudié, on a trouvé, parmi les substances excrétées par lui, en temps normal, soit de l'acide urique, soit des urates; c'est le cas, par exemple, pour les tubes de Malpighi des Insectes et des Myriapodes, pour le rein des Tuniciers, pour la néphridie des Sipunculien, pour les reins de beaucoup de Mollusques; tandis que, à l'inverse, les reins à carminate ne paraissent renfermer ni acide urique libre, ni sels de cet acide.

Chez les Aphroditens, j'ai donc cherché à révéler la présence de l'acide urique ou des urates dans les néphridies d'une part, dans les cœcums de l'autre. Quelle que fut la méthode employée parmi celles qu'a rappelées MARCHAL [89], je n'ai pu réussir à mettre en évidence la présence de cet acide, libre ou combiné, dans les néphridies de l'*Aphrodite*, seule forme sur laquelle j'ai pu expérimenter.

Par contre, l'acide urique — ou des urates — se rencontre dans les cœcums. En ajoutant à quelques gouttes de leur contenu deux ou trois gouttes d'acide azotique du commerce et en évaporant à

siccité on obtient un résidu jaune clair. On peut ajouter à ce résidu une trace d'ammoniaque et l'on fait alors apparaître, en chauffant légèrement, une jolie coloration rouge carmin (réaction de la murexide) qui, sous l'action d'une goutte de lessive de potasse passe au bleu pourpre (réaction de GORUP-BESANEZ); on peut encore reprendre ce résidu jaune par l'acide sulfurique concentré et obtenir par l'addition d'un peu de benzine une belle coloration bleue (réaction de DENIGÈS); j'ai aussi obtenu la réaction de SCHIFF: à quelques gouttes du liquide du cœcum on ajoute une très faible quantité d'un carbonate alcalin dissous dans l'eau et l'on humecte avec la solution ainsi faite un papier filtre, préalablement imprégné d'azotate d'argent: il se produit aussitôt une tache brun-foncé. Enfin j'ai pu, sur des coupes de cœcums, faire apparaître dans les grandes vacuoles des cellules excrétrices des prismes orthorhombiques d'urée; il suffit pour cela de traiter successivement la coupe par l'ammoniaque et par l'acide acétique glacial.

Les cœcums sont donc des reins à indigo-carmin, excrétaut normalement, comme la plupart des reins de cette catégorie, des dérivés de l'acide urique.

Cette fonction excrétrice est localisée dans les cellules à vacuoles.

Digestion. — Mais, à côté des cellules à vacuoles (excrétrices), nous avons signalé dans les cœcums des *Aphroditens* la présence de cellules (secrétrices) contenant des gouttelettes d'une substance qui, d'après ses réactions microchimiques, paraît bien être un ferment.

L'on peut, pendant toute une partie de l'année, se procurer à Cette une quantité considérable d'*Aphrodite aculeata* L. et il est par suite facile, en disséquant rapidement les échantillons les plus gros d'obtenir, en quelques minutes, un nombre très grand de cœcums bien développés, que l'on conserve dans l'alcool fort. En répétant pendant quelques jours cette opération, je suis arrivé à me procurer la quantité de cœcums nécessaire aux expériences qui suivent.

Après avoir séjourné quelques jours dans l'alcool, les cœcums sont exposés à l'air libre, sur une feuille de buvard, jusqu'à complète évaporation de l'alcool qu'ils contenaient; la masse sèche ainsi obtenue, est pilée, dans un mortier, avec un peu de sable préalablement lavé et séché. On traite le magma ainsi obtenu par

l'eau thymolysée et l'on obtient ainsi l'extrait aqueux de cœcum sous la forme d'un liquide blanc-jaunâtre.

Des tubes à essai, préparés d'autre part, contenaient les uns de l'eau pure, les autres de l'eau acidulée, d'autres enfin de l'eau additionnée de 1 à 2^o/₁₀₀ de carbonate de soude ; dans chacun de ces tubes se trouvait un petit fragment de fibrine de sang de porc. L'addition d'une petite quantité de l'extrait aqueux de cœcum à chacun de ces tubes amenait les résultats suivants :

Eau acidulée..... Néant.

Eau pure..... Digestion de la fibrine.

Eau alcalinisée.... Digestion de la fibrine, plus rapide que dans le cas précédent.

La durée de l'expérience n'a jamais excédé trois heures dans le second cas.

J'ai vérifié que des muscles d'Annélides divers, de Mollusques (*Tapes*) étaient aussi digérés. Enfin des fragments d'Arthropodes (*Crangon*) sont aussi complètement digérés, exception faite pour la chitine, qui persiste.

Nous voyons donc que les cœcums des Aphroditiens sont à la fois des organes sécréteurs et excréteurs.

Rôle défensif. — J'ajouterai que, à ce dernier titre, ils peuvent contribuer à la défense de l'animal ; lorsqu'on inquiète une *Aphrodite* ou un Polynoinien l'on voit l'animal émettre par l'anus un long jet de liquide provenant des cœcums. Ce liquide brunâtre trouble l'eau environnante et peut-être a-t-il en outre des propriétés caustiques propres à rebuter les ennemis qui viendraient attaquer l'Aphroditien. J'ai vu bien des fois des *Aphrodite* renouveler à plusieurs reprises une semblable émission du contenu de leurs cœcums ; hors de l'eau la portée du jet peut dépasser 20 centimètres.

Comparaison avec le foie des Mollusques.— Pouvons-nous trouver dans la série des Invertébrés, quelques exemples d'appareils ayant les mêmes fonctions que nous venons de reconnaître aux cœcums des Aphroditiens ? C'est évidemment parmi les dépendances du tube digestif qu'il faudra chercher ces appareils ; et, dans le champ de recherches ainsi restreint, l'attention se porte immédiatement sur le foie des Mollusques ; de la comparaison de ce qui

précède avec les résultats obtenus par CUÉNOT [92] et HECHT [96] chez les Pulmonés et les Nudibranches, l'on peut conclure qu'il y a entre les cœcums des Aphroditiens et les organes désignés sous le même nom chez les Eolidiens d'une part et, d'autre part, entre les premiers et le foie des Pulmonés une analogie remarquable de structure et une identité absolue de fonctions. Ceci est strictement exact en ce qui concerne les Eolidiens ; pour les Pulmonés, CUÉNOT signale dans le foie une « fonction d'arrêt » dont il ne saurait être question chez les Aphroditiens et qui vient s'ajouter aux fonctions sécrétrices et excrétrices que nous avons appris à connaître chez ces derniers.

Sur le phlébentérisme. — DE QUATREFAGES [44] a constaté que, chez certaines formes, en même temps que les appareils de la circulation et de la respiration se dégradent, le tube digestif se complique de prolongements nombreux, plus ou moins ramifiés, qui, en général, se portent vers la surface du corps ; et il proposa de désigner cette disposition anatomique sous le nom de *phlébentérisme* ; il ajoutait d'ailleurs que le phlébentérisme paraît avoir pour effet tantôt de faciliter seulement l'acte de la respiration, tantôt de suppléer à l'absence de quelque partie de l'appareil respiratoire, tantôt enfin de suppléer en entier le système vasculaire des animaux supérieurs.

DE QUATREFAGES [45] a plus tard précisé ces indications de la façon suivante :

« Les matériaux destinés à l'entretien du fluide nourricier semblent avoir besoin de subir l'action de l'air, avant de devenir aptes à se mêler au sang artériel.

» Or, dans certaines circonstances, la nature paraît avoir voulu rendre plus facile cette action de l'air en rapprochant les surfaces respirantes de la portion de l'intestin par laquelle peut avoir lieu l'exhalation chyleuse, et elle atteint ce but à l'aide du phlébentérisme.

» Ceci nous fait comprendre comment le phlébentérisme peut se rencontrer dans des espèces dont l'appareil circulatoire est très développé comme il l'est, par exemple, chez les *Aphrodite* ; ici les vaisseaux sanguins doivent sans doute suffire pour transporter dans l'économie entière des éléments de nutrition. Mais, sous les téguments épais de ces Annélides, le chyle n'aurait que difficilement subi l'action de l'air. Aussi, ces téguments présentent-ils des appendices où pénétront des ramifications de l'intestin, que baigne un courant d'eau sans cesse renouvelée et les produits de la digestion peuvent ainsi respirer au sortir même des cœcums intestinaux, avant de pénétrer dans la cavité générale pour se mêler aux liquides plus complètement élaborés ».

Et, en note, DE QUATREFAGES nous dit :

« Les branchies des *Aphrodite* demandent du reste à être étudiées à nouveau, » car on ignore encore quelles sont, au juste, les relations de ces organes avec » l'appareil circulatoire. Si l'on venait à reconnaître que les vaisseaux sanguins » ne s'y comportent pas comme dans les branchies des autres Annélides ou ces » organes sont bien développés, comme chez les *Eunice* par exemple, le rôle » du phlébentérisme en tant que suppléant à l'imperfection de l'appareil respiratoire recevrait de ce fait une éclatante confirmation ».

Or, ainsi que nous le savons déjà, les branchies des Aphroditiens ne reçoivent aucun vaisseau ; ce sont des branchies lymphatiques où ni SELENKA [73] ni JAQUET [86] n'ont signalé aucun tronc vasculaire et où je n'ai pu apercevoir moi-même aucun vaisseau sanguin.

S'ensuit-il, comme le dit DE QUATREFAGES, une éclatante confirmation du rôle du phlébentérisme ? En aucune façon ; car il faudrait montrer d'abord que les produits de la digestion passent dans les cœcums et y sont absorbés pour être ensuite déversés dans le liquide cœlomique qui baigne ces organes. Or, tout semble, au contraire, rendre inadmissible une pareille hypothèse ; je rappelle ici l'expérience relatée plus haut et qui montre que les aliments ne pénètrent pas dans les cœcums ; la structure histologique de la paroi ne plaide pas non plus en faveur de l'hypothèse de DE QUATREFAGES ; les éléments de la paroi sont sécréteurs ou excréteurs, mais non absorbants. L'absorption des produits de la digestion doit se faire au point même où se fait cette digestion, dans l'intestin et il n'y a plus lieu, dès lors, de parler du rôle du phlébentérisme.

Bien mieux, nous ne pouvons même pas admettre que les Aphroditiens soient des Annélides phlébentérés. Ceci résulte de la phrase suivante, empruntée encore à DE QUATREFAGES [45].

« Le mot de phlébentérisme s'applique à un fait anatomique » admis par tout le monde, savoir, la ramification plus ou moins » prononcée d'une portion du tube digestif. Ceux-là seuls peuvent » réclamer avec raison contre cette expression qui regardent ces » ramifications comme de simples canaux biliaires ».

Or, nous avons précisément montré que, chez les Aphroditiens, les appendices, ramifiés ou non, du tube digestif, que l'on appelle les cœcums, présentent tous les caractères histologiques et physiologiques d'une glande hépatique ou, pour employer le terme même de DE QUATREFAGES, d'un canal biliaire. En ce qui concerne les Aphroditiens, il ne saurait donc être question de phlébentérisme.

Chapitre VIII.

APPAREIL CIRCULATOIRE.

Les observations les plus anciennes que nous ayions sur le système vasculaire des Aphroditiens sont dues à REDI et à PALLAS [1768]; elles ont été confirmées plus tard par celles de TREVIRANUS [29] et de GRUBE [38]. Tous ces auteurs ont décrit chez *Aphrodite aculeata* L. un appareil circulatoire, assez rudimentaire il est vrai.

Leurs observations ont été généralement admises par les zoologistes, jusqu'à CLAPARÈDE; il convient toutefois de noter qu'EHLERS [61] ne parle en aucune façon d'un appareil vasculaire chez les deux Polynoiniens qu'il a étudiés.

CLAPARÈDE [68] a le premier émis l'opinion que les Aphroditiens étaient dépourvus de vaisseaux; il dit en effet, à propos de ces animaux: « L'absence de vaisseaux paraît n'avoir été constatée par personne; j'ai examiné à ce point de vue un grand nombre d'espèces et je pense être en état d'affirmer que l'anangie est la règle chez les Aphroditiens. En ce qui concerne le système circulatoire d'*Aphrodite aculeata* la question reste encore indécise; mais, dans tous les cas, l'appareil vasculaire des Aphrodites doit être considéré comme une exception chez les Aphroditiens ».

Deux ans plus tard, CLAPARÈDE [70] ouvre par ces mots la partie de son « *Supplément* » consacrée aux Aphroditiens: « J'ai beaucoup insisté naguère sur l'anangie des Aphroditiens; le lecteur sera donc surpris de trouver plus loin la description d'une *Polynoe* munie d'un appareil circulatoire dont la simplicité est, il est vrai, extrême. L'immense majorité des formes de la famille n'en demeure pas moins dépourvue de vaisseaux, comme j'ai pu m'en convaincre à nouveau par de nouvelles recherches ».

En résumé CLAPARÈDE pose en principe que les Aphroditiens sont dépourvus d'appareil circulatoire.

Voyons ce que l'on peut penser de cette affirmation.

SELENKA [73] a démontré que l'*Aphrodite aculeata* L. possède bien réellement un système vasculaire.

HUXLEY [77], par contre, déclare expressément que *Lepidonotus*

squamatus L. est dépourvu de tout vaisseau. Mais nous verrons plus loin que cette assertion est inexacte.

HANSEN [78] signale l'existence d'un appareil vasculaire chez *Leanira* (*Sthenelais*) *tetragona* ØRSTED.

KALLENBACH [83] décrit très brièvement un appareil circulatoire visible sur le vivant. Or, de l'aveu de KALLENBACH lui-même ses recherches ont porté non pas sur une espèce unique (*Polynoe cirrata* O. F. MÜLLER), comme pourrait le faire croire le titre de son mémoire, mais sur plusieurs espèces, appartenant même à des genres différents, ce qui contribue à donner à ce résultat une signification beaucoup plus étendue que celle que l'on serait tenté de lui attribuer au premier abord.

HASWELL [83] décrit chez les cinq formes étudiées par lui un système pseudohœmal (vasculaire).

JAQUET [86] découvre l'appareil circulatoire d'*Hermione hystrix* SAV.

EISIG [87], à raison sans doute des faits que je viens de rappeler, ne semble pas partager l'opinion de CLAPARÈDE, puisqu'il ne cite pas les Aphroditiens parmi les Annélides ananglés.

TRAUTZSCH [90] note l'existence des vaisseaux chez les Polynoiens qu'il a étudiés (11 espèces).

SOULIER [91] donne le dessin d'une coupe transversale dans le corps de *Polynoe* (*Harmothoe*) *torquata* CLPD., et ce dessin indique très nettement l'existence de vaisseaux.

Enfin HAECKER [94] voit apparaître, à un stade assez précoce du développement, un vaisseau ventral chez une *Polynoe* (*Harmothoe*) *reticulata* CLPD. ?).

Néanmoins, tous les traités classiques citent les Aphroditiens parmi les Annélides chez lesquels on ne connaît pas d'appareil circulatoire, en sorte qu'il semble que l'opinion de CLAPARÈDE [68, 70] a prévalu et est encore aujourd'hui admise par la majorité des zoologistes.

Or, dans toutes les formes que j'ai étudiées, j'ai trouvé un système vasculaire parfaitement net, facilement visible sur le vivant lorsque l'animal est suffisamment transparent, comme c'est le cas par exemple chez le *Lagisca* et le *Hermadion*. Et comme mes recherches ont porté sur un certain nombre d'espèces appartenant aux principaux genres, je me crois autorisé, en tenant compte aussi des résultats obtenus par les auteurs cités plus haut, à dire que

contrairement à l'opinion de CLAPARÈDE, les Aphroditiens ne doivent pas être rangés parmi les Annélides dépourvus d'appareil circulatoire.

Aphrodite aculeata L., *Pontogenia chrysocoma* CLPD. et *Hermione hystrix* SAY., sont les trois types d'Hermioniens que j'ai pu étudier. J'ai vérifié, après SELENKA et JAQUET, qu'ils possèdent un appareil vasculaire bien développé.

Parmi les Polynoiens, j'ai eu à ma disposition *Lepidonotus clava* MONT., *L. squamatus* L., *Harmothoe areolata* L., *H. impar* JOHNST., *H. torquata* CLPD., *Lagisca rarispina* M. SARS, *L. extenuata* GR., *L. propinqua* MGRN., *Hermadion pellucidum* EHL (1), *H. Sabatieri* n. sp., *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE. Je décris plus loin l'appareil circulatoire de ces diverses formes.

Enfin, dans la tribu des Sigalioniens, tous les types que j'ai examinés, soit *Sigalion squamatum* DELLE CHIAJE, *Sigalion Mathildae* AUD. et H. M.-EDW., *Sthenelais fuliginosa* CLPD., *Sth. limicola* EHL., *Sth. Idunae* RATHKE, *Leanira Giardi*, *Psammolyce arenosa* DELLE CHIAJE, *Sthenelais* sp., *Pholoe minuta* FAB., *Ph. synophthalmica* CLPD., feraient aussi exception à la règle établie par CLAPARÈDE, ainsi que j'ai pu m'en assurer.

Nous devons maintenant nous demander quelle est la forme de cet appareil circulatoire et nous rencontrons ici une difficulté nouvelle. Car si l'on se reporte aux descriptions données par certains des auteurs cités plus haut, l'on constate immédiatement des différences considérables entre les résultats qu'ils ont obtenus et l'on se trouve en présence de trois types au moins d'appareil vasculaire.

Polynoe (Harmothoe) vasculosa CLPD., posséderait, d'après CLAPARÈDE [70] un vaisseau dorsal et un vaisseau ventral réunis dans chaque segment par une paire d'anses entourant l'intestin. Il est bien regrettable que LANGERHANS [84] qui a retrouvé cette forme sur les côtes de Madère n'ait pas songé à donner quelques détails sur son appareil vasculaire.

SELENKA [73] a publié une description très minutieuse de l'appareil

(1) Cette forme est particulièrement intéressante à signaler, car c'est l'une de celles pour lesquelles CLAPARÈDE déclare que « l'absence de vaisseaux est indiscutable » Or le vaisseau dorsal est visible sur le vivant, par transparence. On le voit battre, se contracter, dans la région postérieure, au-dessus du rectum et on peut le suivre vers l'avant.

circulatoire d'*Aphrodite aculeata*: On trouve, ici encore, comme parties essentielles, un vaisseau dorsal et un vaisseau ventral réunis à leurs deux extrémités, en arrière de la tête et en avant de l'anus, par deux anneaux vasculaires entourant respectivement le rectum et l'œsophage. Chacun de ces troncs émet (vaisseau dorsal) ou reçoit (vaisseau ventral) diverses sortes de vaisseaux secondaires. De la face ventrale du tronc dorsal partent un grand nombre de ramuscules qui, après s'être ramifiés sur l'intestin et rien que sur l'intestin, se réunissent en un petit nombre de branches, aboutissant à la face dorsale du tronc ventral. Mais le sang qui circule dans le vaisseau dorsal peut en sortir par une autre voie : un certain nombre de canalicules très fins se détachent, au niveau de chaque dissémination, de la face dorsale de ce vaisseau, remontent, dans le dissémination, jusqu'au-dessus des muscles longitudinaux et là, s'infléchissant, se répandent dans tout le corps, irriguant les différents organes ; en fin de compte, tous les ramuscules qui, dans un segment donné, sont situés d'un même côté (droit ou gauche) du corps aboutissent à 7 ou 8 troncs qui viennent déboucher latéralement dans le vaisseau ventral.

C'est là, comme l'on voit, un système vasculaire tout à fait différent de celui que CLAPARÈDE avait signalé chez *Harmothoe vasculosa*.

Nous allons maintenant voir un troisième type.

JAQUET [86], dans un travail d'ensemble sur l'appareil circulatoire des Chétopodes, a étudié, parmi les Aphroditiens, l'*Hermione hystrix* SAV. Il a montré, en employant, comme SELENKA, la méthode des injections, que le système vasculaire est composé de deux troncs principaux, l'un dorsal, l'autre ventral, réunis par un anneau entourant la gaine pharyngienne ; chacun de ces troncs émet des ramifications latérales métamériques allant dans les parapodes.

HASWELL [83] avait déjà décrit un appareil circulatoire analogue chez l'un des cinq Polynoiniens qu'il a étudiés ; chez les quatre autres, il n'y aurait pas de branches métamériques.

C'est aussi sur ce type, signalé chez *Hermione*, que se trouve constitué l'appareil vasculaire des Aphroditiens que j'ai étudiés, exception faite pour l'*Aphrodite aculeata*, pour laquelle la description de SELENKA [73] subsiste ; si je n'ai pas refait les expériences de cet auteur, j'ai pu en effet constater que le vaisseau dorsal émet bien les rameaux qu'il décrit et j'ai toujours noté, dans les coupes

faites sur divers organes (cœcums, néphridies) la présence des canalicules extrêmement fins correspondant, à n'en pas douter, aux vaisseaux que signale SELENKA.

Chez les autres types, j'ai toujours vu un vaisseau dorsal et un vaisseau ventral, réunis en avant par un anneau périœsophagien, la plupart du temps très difficile à voir. On ne saurait, en effet, en raison des petites dimensions de la plupart des Aphroditiens, songer à rechercher par la dissection des vaisseaux dont le diamètre ne dépasse jamais quelques dixièmes de millimètre et qui sont remplis d'un liquide incolore ; la seule méthode d'investigation consiste à débiter en coupes sériées un animal fixé et à suivre sur la série le parcours des vaisseaux ; malheureusement, il y a en général, au moment de la fixation, des contractions violentes, à la suite desquelles l'anneau périœsophagien se vide du sang qu'il contenait, s'aplatit et subit des déplacements plus ou moins considérables. J'ai pu cependant m'assurer toujours de son existence.

Je crois pouvoir affirmer aussi qu'il n'existe pas d'anneau vasculaire entourant le rectum et que les vaisseaux dorsal et ventral se terminent dans les lacunes du tissu indifférencié qui forme la région antérieure du pygidium. Mais les difficultés d'observation signalées plus haut se retrouvent ici, compliquées encore par la nature même du tissu dans lequel circulent les vaisseaux ; si mes observations sont cependant exactes, les Aphroditiens feraient exception à cette règle que, chez les Chétopodes, le système vasculaire est toujours complètement clos, et se rapprocheraient par là des Phyllodociens.

Tandis que, chez l'*Aphrodite aculeata* le vaisseau dorsal est, dans toute la partie postérieure de son parcours, étroitement uni à l'intestin, et ne se sépare du tube digestif qu'à la limite postérieure de la région proboscidiennne, j'ai toujours vu, chez les autres Aphroditiens que j'ai étudiés, les deux troncs principaux flotter librement dans la cavité générale et n'être maintenus en place que par leurs liaisons avec les dissépiments successifs qu'ils traversent.

J'ajouterai que dans un certain nombre d'espèces, *Lepidonotus clava*, *Lagisca extenuata*, *Lepidonotus squamatus*, *Harmothoe torquata*, j'ai reconnu l'existence de branches métamériques ; dans chacun des segments une paire de semblables rameaux se détache de chacun des deux troncs principaux, immédiatement en avant du dissépiment ; mais je n'ai jamais pu suivre ces ramuscules, qui restent attachés au dissépiment, que sur un trajet très court et n'ai

jamais constaté la réunion de deux branches issues l'une du tronc dorsal et l'autre du tronc ventral. En d'autres termes, chez les formes précédentes, j'ai observé un système vasculaire absolument identique à celui que JAQUET a décrit chez *Hermione hystrix* SAV. et que j'ai revu chez cette espèce ; mais je n'ai jamais pu constater une disposition analogue à celle qui a été signalée par CLAPARÈDE chez *Polynoe (Harmonothoe) vasculosa* CLPD.

Le système vasculaire des Sigalioniens est de tous points semblable à celui des Polynoiniens.

Je crois inutile d'insister ici sur des variations de détail : la plus importante que j'aie observé, je pourrais presque dire la seule, a trait à la position des deux troncs principaux dans la région antérieure ; je les ai jusqu'ici désignés sous les noms de tronc dorsal et tronc ventral et ces dénominations rappellent leur position dans le plan de symétrie de l'animal, l'un au-dessus, l'autre au-dessous du tube digestif, dans toute sa longueur ; ceci est le cas général ; mais il arrive parfois, chez les Sigalioniens en particulier, que le vaisseau dorsal, parvenu à hauteur du ventricule, dévie vers la droite et descende en même temps, de façon à venir se placer latéralement ; par un mouvement inverse, le ventral, remonté et dévié à gauche, vient se placer dans une position symétrique.

J'ai dit plus haut qu'en examinant sous le microscope la région postérieure de formes transparentes comme *Lagisca varispina* M. SARS, *Hermadion pellucidum* EHL. ou *H. Sabatieri* n. sp. l'on voit nettement, au-dessus du rectum, le vaisseau dorsal se contractant à intervalles réguliers ; l'on peut, avec un peu d'attention, suivre l'onde sanguine jusque dans la région postérieure du corps et constater qu'en un point quelconque du vaisseau le passage de cette onde provoque une dilatation brusque, suivie d'un prompt retour à la forme normale, cylindrique. Cette observation nous apprend en même temps que, chez les Aphroditiens, comme chez tous les Annelides, le mouvement du sang se fait dans le vaisseau dorsal d'arrière en avant ; et par suite, il doit, au contraire, se produire de l'avant vers l'arrière dans le vaisseau ventral.

Enfin, l'observation permet de s'assurer que le liquide sanguin est parfaitement incolore.

Ce liquide doit d'ailleurs contenir de l'albumine en proportions assez notables, car il laisse un coagulum assez dense à la suite du traitement par l'alcool. Sur les coupes colorées à l'hématoxyline

éosine on aperçoit au centre du vaisseau une masse à contours irréguliers, à aspect granuleux, fortement colorée en rose vif. Je n'y ai jamais vu aucun élément figuré ; HASWELL [83] dit que dans un cas il a observé dans ce fluide amorphe, transparent, des corpuscules incolores et SELENKA [73] attribue la coloration (?) du sang d'*Aphrodite* à des corpuscules flottant dans le liquide. Pas plus que CUÉNOT [91] je n'ai pu les retrouver.

Le vaisseau lui-même se contracte au moment de la fixation et, au lieu de la forme cylindrique qu'il a chez l'animal vivant il présente toujours sur la coupe une section irrégulière.

La structure des parois est toujours la même ; elles sont formées de cellules allongées, ayant l'apparence de fibres musculaires ; les noyaux, parfois assez volumineux, font saillie dans la lumière du vaisseau, entourés par une mince zone de protoplasme.

Le système circulatoire que nous venons de décrire est assez rudimentaire et ne saurait jouer un rôle actif dans la vie de l'animal.

Si on laisse de côté l'*Aphrodite aculeata* L. où des capillaires se distribuent sur l'intestin, nous voyons que nulle part l'appareil vasculaire n'est disposé de façon à jouer un rôle important dans la nutrition ; il n'a d'ailleurs aucune relation avec les téguments en sorte que l'on peut également lui dénier toute fonction respiratoire.

Tel qu'il est, l'appareil vasculaire des Aphroditiens ressemble beaucoup à celui que l'on connaît chez les Archiannélides, les Phyllodociens et les Syllidiens. Par la constitution de leur système circulatoire, les Aphroditiens se rapprocheraient donc des formes qui, parmi les Annélides, sont en général considérées comme les plus primitives.



Chapitre IX.

NÉPHRIDIES.

Le premier auteur qui se soit occupé des organes segmentaires des Aphroditien est WILLIAMS [59]. Il les décrit comme des tubes ciliés piriformes qui, à l'une de leurs extrémités, s'ouvrent au dehors. Dans leur partie profonde ces tubes se ramifieraient et les branches ainsi formées, entourant le cœcum, seraient remplies par les produits génitaux. La figure que WILLIAMS a donnée du tube digestif et des prétendus organes segmentaires chez *Aphrodite aculeata* L. montre bien que ce qu'il a pris pour la partie profonde de la néphridie n'est pas autre chose qu'une portion du cœcum hépatique. Le même auteur a dessiné aussi un organe segmentaire de *Polynoe* et la forme qu'il lui assigne rappelle, ici encore, celle des cœcums; il a dû prendre pour une néphridie la partie dorsale de ce cul-de-sac hépatique et le canal cilié, piriforme, qu'il décrit n'est autre chose que le col court, pourvu à son ouverture de cils très développés de ce cœcum, col qui va, comme nous le savons, déboucher dans l'intestin et non pas au dehors.

ELHERS [61] est tombé dans une erreur tout à fait analogue; il déclare avoir vu des néphridies, chez un Polynoinien, dans tous les segments à partir du deuxième; mais la description qu'il en donne ne laisse guère place au doute: il a pris pour le pore interne de l'organe segmentaire l'ouverture ciliée du cœcum dans l'intestin et, constatant d'autre part que des rosettes ciliées se trouvaient par endroits sur les parapodes, il a cru apercevoir au centre de ces rosettes des ouvertures qui, d'après lui sont les orifices externes de la néphridie; les tubes qu'il décrit comme reliant ces ouvertures à la néphridie sont en réalité des bandelettes musculaires rattachant le cœcum à la paroi du corps; c'est là, du moins, ce qui paraît résulter de l'étude du texte d'ELHERS, où un point resterait cependant à éclaircir: comment se fait-il qu'ELHERS ait vu des cœcums (qu'il appelle néphridies) à partir du deuxième segment? Il n'y a pas un seul Aphroditien, parmi ceux actuellement connus, chez lequel les cœcums apparaissent avant le huitième anneau. Si l'on se reporte

aux planches, il devient tout à fait évident que l'auteur a représenté, sous le nom d'organes segmentaires, chez *Polynoe (Hermadion) pellucida* EHL. un diverticule de l'intestin (voir la fig. 3, Pl. IV); et la même remarque s'applique à la fig. 7 de la Pl. V, laquelle se rapporte à *Sigalion (Sthenelais) limicola* EHLERS.

CLAPARÈDE [68 et 70] s'est borné le plus souvent à l'étude de la morphologie externe. Aussi lui devons-nous seulement cette remarque, fort importante d'ailleurs, que l'ouverture des organes segmentaires, chez les Polynoiens, se trouve peut-être à l'extrémité des papilles ventrales.

GRUBE [76] et HUXLEY [77] partagent cette manière de voir.

COSMOVICI [80] a étudié, parmi les Aphroditiens *Hermione fallax* QFGS et *Sthenelais Edwardsii* QFGS. Il déclare n'avoir bien vu l'organe segmentaire que chez cette dernière forme; encore décrit-il seulement le pavillon de l'ouverture interne, qui serait situé en arrière du dissépiment! Chez *Hermione* l'orifice externe de l'organe se trouverait sur la rame dorsale au voisinage d'un mamelon cilié!

HASWELL [83] a, le premier, indiqué d'une façon nette la position et la forme de l'organe segmentaire; il a vu son orifice externe, qui est bien situé, chez les Polynoiens, à l'extrémité de la papille ventrale, et il a suivi le trajet du tube néphridien, dans lequel il a trouvé une fois des spermatozoïdes évacués par cette voie.

BOURNE [83] est arrivé à des résultats tout à fait analogues.

KALLENBACH [83] ne dit que quelques mots des néphridies.

Aucun des auteurs que nous avons cités jusqu'ici n'a vu l'orifice interne de la néphridie et les rapports de l'entonnoir qui la termine avec le dissépiment. C'est à TRAUTZSCH [90] que nous devons ce que l'on sait sur ce sujet: l'extrémité interne de l'organe traverse le dissépiment qui limite en avant l'anneau considéré. TRAUTZSCH dit en outre que les néphridies se trouvent dans tous les anneaux du soma, à l'exception des quatre premiers, et peuvent se diviser en deux groupes; les quatre premières (celles par conséquent des segments 5, 6, 7 8,) plus simples, conservent la même structure pendant toute la vie de l'animal; les autres, analogues aux précédentes pendant la période d'inactivité sexuelle, subissent des modifications dès que la formation des œufs ou des spermatozoïdes a commencé et restent modifiées jusqu'au moment où l'expulsion des produits sexuels est achevée.

Toutes les néphridies fonctionnent comme reins (fonction primaire) ; les quatre premières n'ont jamais que cette fonction excrétrice ; les autres, au contraire, perdent en se modifiant leurs fonctions de reins et deviennent les conduits vecteurs des produits sexuels (fonction secondaire).

Les observations de TRAUTZSCH ont porté sur onze espèces de Polynoiniens, réparties entre les genres *Harmothoe*, *Lagisca*, *Nychia*, *Nemidia*, tels que nous les avons définis plus haut. L'auteur, dans ses conclusions, a voulu généraliser les résultats exposés plus haut et les étendre à toute la tribu des Polynoinæ.

Cette extension à toutes les espèces d'une tribu dans laquelle les genres déjà sont très nombreux des résultats acquis dans l'étude de quelques formes seulement peut paraître un peu hâtive. Et de fait, mes observations, si elles ont confirmé sur certains points celles de TRAUTZSCH, m'ont appris aussi que certaines des assertions de cet auteur ne cadrent pas avec les faits.

Voici, en effet, ce que j'ai constaté sur les Polynoiniens que j'ai étudiés.

Il existe une paire de néphridies par segments. Seuls, un certain nombre d'anneaux antérieurs sont dépourvus de ces organes. Ce nombre n'est d'ailleurs pas constant, ainsi que le voudrait TRAUTZSCH. Ainsi, chez *Lepidonotus clava* MONT. et *L. squamatus* L. la première paire de néphridies est dans le huitième segment ; chez *Hermadion pellucidum* EHL. et *H. Sabatieri* n. sp. dans le sixième ; c'est aussi à partir du 6^e anneau seulement que les organes segmentaires apparaissent chez *Harmothoe areolata* GR., *H. impar* JOHNSTON, *Lagisca extenuata* GR., *L. rarispina* SARS. Enfin, chez *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE les néphridies apparaissent au huitième segment (1).

(1) Comme, d'accord sur ce point avec TRAUTZSCH, j'ai toujours vu la papille ventrale exister sur tous les segments pourvus de néphridies, je me crois autorisé, dans une certaine mesure, à admettre qu'en indiquant le rang du segment sur lequel ils ont noté les premières papilles ventrales, les auteurs ont donné, *ipso facto*, une indication sur le nombre des anneaux antérieurs dépourvus d'organes segmentaires ; il suffit dès lors, pour constater l'erreur dans laquelle est tombé TRAUTZSCH sur ce point, de relever les quelques observations suivantes : MAC-INTOSH [85] dit que la papille ventrale apparaît au 8^e segment chez *Euphione* ainsi que chez tous les *Lepidonotus* (*sensu* MALMGREN). DE SAINT-JOSEPH [88] note cette papille à partir du 6^e segment seulement chez *Nychia cirrosa* PALLAS, *Harmothoe arenicolæ* DE SAINT-

Comme l'avait prévu CLAPARÈDE, et comme HASWELL, BOURNE et TRAUTZSCH l'ont successivement constaté, le pore externe de la

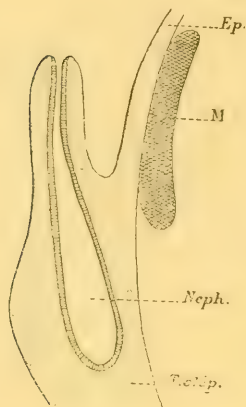


FIG. 78. — *Lagisca extenuata* GR. Coupe longitudinale dans la papille néphridienne, exclusivement formée par des tissus d'origine épidermique.

néphridie se trouve à l'extrémité de la papille ventrale; HASWELL [83] a signalé des formes chez lesquelles l'organe segmentaire déboucherait à l'extérieur par plusieurs pores; je n'ai jamais rien vu de pareil; la papille est toujours, dans les espèces que j'ai examinées comme dans celles qu'a étudiées TRAUTZSCH, parcourue par un canal unique, débouchant à sa pointe (fig. 78).

Le tube néphridien suit d'abord l'axe de cette papille et se trouve, par suite, dirigé vers la face ventrale, d'arrière en avant et vers le plan de symétrie du corps; puis il s'infléchit vers le haut en continuant à se rapprocher du plan médian et en revenant un peu vers

l'arrière; une dernière inflexion le ramène en avant et l'écarte en même temps du plan de symétrie; dans sa partie terminale, et antérieure par conséquent, cette dernière portion de l'organe traverse le dissépinement qui limite en avant l'anneau considéré et se

JOSEPH et *H. calica* DE SAINT-JOSEPH. Ce n'est aussi qu'à partir du 6^e anneau que MAC-INTOSH [85] la signale chez *Eulagisca* et *Eupolynoe*. GRUBE [78] dit que chez *Iphione muricata* les papilles ventrales apparaissent dès le 4^e segment. JOHNSON [97] ne les trouve qu'à partir du 8^e anneau chez *Halosydna brevisetosa* KBG., chez *Polynoe reticulata* JOHNSON (= *Lepidonotus Johnsoni* nom. mut.) et chez *Lepidametria gigas* JOHNSON.

D'autre part, HAECKER [94] a vu chez la larve d'*Harmothoe reticulata* CLPD, jusqu'au moment où elle va atteindre le stade à 7 segments qu'il désigne sous le nom de *Nectochata*, une paire de néphridies par anneau. Mais ces néphridies sont provisoires, et, aussi bien dans la larve *Nectochata* que dans les stades ultérieurs à 8 ou 9 anneaux, HAECKER n'a jamais rien vu qui rappelât une néphridie, au moins dans les six premiers segments.

termine dans l'anneau immédiatement précédent par un entonnoir plus ou moins largement ouvert (fig. 79).

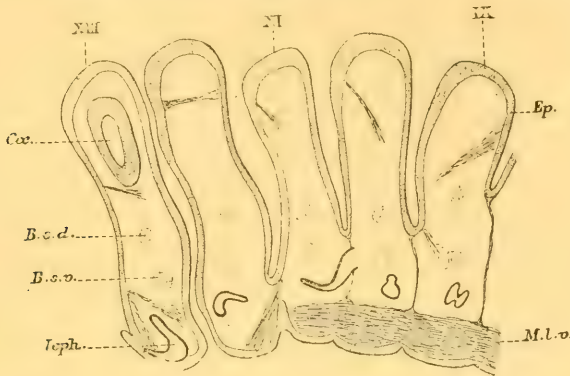


FIG. 79. — *Lagisca extenuata* GR. Coupe longitudinale dans les anneaux IX à XIII. Cette coupe, un peu oblique intéresse le soma dans les anneaux IX à XI et les parapodes des segments XII et XIII.

Ce trajet du tube néphridien est tout entier compris dans ce que l'on peut appeler la portion néphridienne de la cavité générale, ou encore la cavité néphridienne; le plancher de cette chambre est formé par le muscle longitudinal ventral; le toit en est constitué par les muscles obliques, insérés, comme l'on sait, d'une part sur l'épiderme, au voisinage de la chaîne nerveuse ventrale et, de l'autre, à la base du parapode; le dièdre ainsi délimité est fermé latéralement par la paroi du corps et, dans son ensemble, la chambre néphridienne, portion de la cavité générale, a la forme d'un prisme triangulaire dont les arêtes seraient parallèles à l'axe du tube digestif.

Dans la région où s'insère la papille ventrale, le tissu épidermique a pris un développement considérable et c'est à ses dépens que se constitue la papille tout entière; une coupe transversale de cet organe (fig. 80) montre très nettement à la périphérie la cuticule et l'épiderme et, au centre, la lumière du tube néphridien, bordée de grosses cellules ciliées

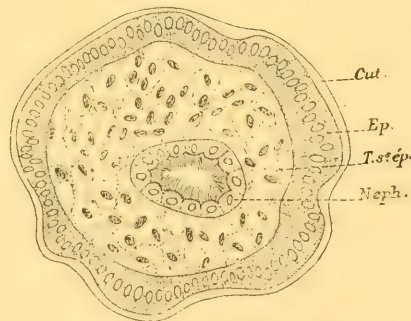


FIG. 80. — *Lepidonotus clava* MONT. Coupe transversale dans la papille néphridienne.

qui constituent la paroi propre de l'organe segmentaire. Entre ces deux couches (paroi de la néphridie d'une part, épiderme de l'autre) l'intervalle est rempli par un tissu lâche, spongieux, d'origine épidermique.

Tous les Polynoiniens que j'ai étudiés m'ont montré cette structure de la papille ventrale; aussi ne puis-je comprendre comment DE SAINT-JOSEPH [88] a pu voir tourbillonner dans cette papille le liquide cavitaire; le mouvement cilié très vif qu'il signale est sans doute celui qui se produit sans cesse dans le canal de l'organe segmentaire.

Dans toute cette première partie de son parcours, le canal néphridien conserve un diamètre assez faible (fig. 78 et 80). Mais, au moment où il va s'infléchir une première fois pour remonter vers la face dorsale, il se dilate et sa partie ascendante est une sorte de sac que des étranglements plus ou moins marqués peuvent diviser en deux ou trois portions successives et dont la surface présente en outre des sillons longitudinaux plus ou moins profonds. Quant à la dernière partie du tube néphridien, celle qui fait suite à la seconde inflexion, elle est d'un diamètre plus réduit et ne s'élargit un peu qu'au voisinage de l'entonnoir qui la termine.

Dans toute leur étendue les parois de l'organe segmentaire conservent la même structure simple: elle sont constituées par une seule couche de cellules ciliées qui, à l'état frais, présentent une coloration jaunâtre; on ne retrouve plus trace de cette coloration sur le matériel fixé. Comme le dit HASWELL, il suffit d'une très légère pression pour faire passer dans la lumière de l'organe le contenu jaune, semi-fluide, des cellules qui contiennent parfois aussi des concrétions que l'on retrouve dans le tube néphridien.

En dehors de cette couche, qui constitue à elle seule la paroi propre de la néphridie, on aperçoit toujours un mince revêtement péritonéal, normalement appliqué contre la paroi, parfois décollé en certains points et alors très nettement visible.

Comme nous l'avons vu, TRAUTZSCH estime que, à partir du moment où les produits sexuels commencent à se développer, les néphridies qui devront les évacuer se modifient dans leur forme, et perdent leurs fonctions d'organes excréteurs. Il y a là deux faits, l'un anatomique, l'autre physiologique, qu'il convient d'examiner successivement.

Il est exact que les néphridies dont l'entonnoir s'ouvre dans un

anneau qui contient des œufs ou des spermatozoïdes sont plus développées que celles, tout à fait antérieures, pour lesquelles la condition indiquée n'est pas remplie, et il est certain aussi que cette différence de formes entre les deux catégories d'organes n'apparaît qu'au moment de la maturité sexuelle ; il y a donc bien, pour les néphridies de la première catégorie, alternance de formes, régie par l'état de développement des produits génitaux.

Mais doit-on aussi admettre qu'il y ait alternance de fonctions ? Je ne le pense pas et je me base pour cela sur ce fait que, dans une espèce donnée, *Lepidonotus clava* MONT. par exemple, les néphridies présentent en tout temps la même coloration, jaunâtre dans l'exemple choisi. Comme il est bien évident que cette coloration est liée au phénomène d'excrétion, l'on est par là conduit à admettre que toutes les néphridies excrètent en tout temps. En outre, l'aspect des cellules de parois de la néphridie, dans certains cas, chez des exemplaires très voisins de leur maturité sexuelle, plaide en faveur de l'opinion que je défends ; l'on voit (fig. 81) ces cellules, hypertrophiées, faire hernie dans la cavité du tube néphridien, où l'on aperçoit çà et là des amas ou

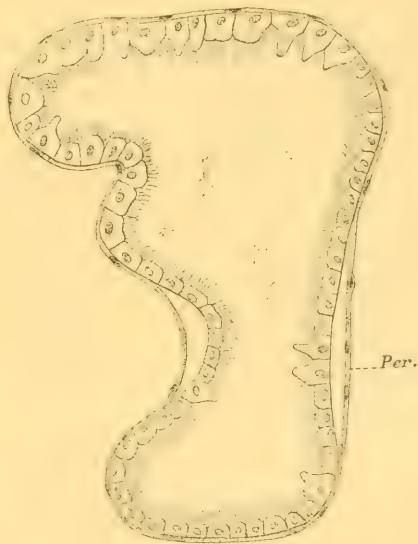


FIG. 81. — *Lagisca extenuata* GR. Coupe transversale d'une néphridie.

des traînées d'excreta. TRAUTZSCH dit bien qu'il n'a jamais pu observer de concrétions dans les cellules des néphridies postérieures, au voisinage de la maturité sexuelle. Ce serait là un argument excellent à l'appui de sa thèse s'il avait pu, en même temps, observer ces concrétions dans les néphridies antérieures. Mais ce n'est pas le cas ; bien au contraire ; il n'a observé de concrétions qu'une fois, chez un animal très jeune et il en existait dans toutes

les néphridies. Nous verrons d'ailleurs plus loin que la méthode des injections physiologiques vient définitivement trancher la question et donne tort sur ce point au savant allemand.

J'ai été entraîné, dans cette discussion des conclusions de TRAUTZSCH à m'étendre un peu longuement sur la structure des organes segmentaires des Polynoiens. Je serai beaucoup plus bref en ce qui concerne les Sigalioniens et Hermioniens, dont les néphridies présentent d'ailleurs les mêmes caractères essentiels que celles des Polynoiens. J'entends par là que dans les deux tribus qu'il nous reste à examiner, les organes segmentaires ont encore la forme de tubes ouverts à leurs deux extrémités, l'ouverture interne se trouvant dans le segment qui précède immédiatement celui où l'organe accomplit la plus grande partie de son trajet et vient finalement déboucher au dehors.

Les mêmes remarques que nous avons faites à propos de la répartition des néphridies chez les Polynoiens s'appliquent encore ici : un nombre assez considérable de segments antérieurs sont dépourvus de ces organes ; mais ce nombre est toujours moins grand que celui des anneaux dans lesquels on ne rencontre pas de produits génitaux. On trouve, d'autre part, des organes segmentaires jusque dans les derniers anneaux du soma.

La chambre néphridienne existe, délimitée de la même façon que chez les Polynoiens.

En ce qui concerne plus spécialement les Sigalioniens, il suffira d'un coup d'œil jeté sur les fig. 82 et 83 pour se rendre compte

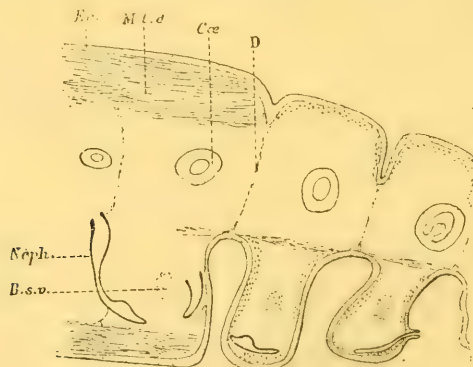


FIG. 82. — *Leanira Giardi* n. sp. Coupe longitudinale un peu oblique rencontrant le soma dans sa partie antérieure (située à gauche) et les parapodes dans sa partie postérieure.

que si, chez ces animaux, chez ceux du moins que j'ai étudiés, l'organe segmentaire est un peu moins contourné que chez les Polynoiiniens, la structure de ses parois reste absolument comparable à celle que nous avons décrite plus haut. Les seuls points à noter plus spécialement sont les suivants : 1° Il existe une papille segmentaire, située dans la région postérieure de l'anneau, à la face ventrale. Cette papille a, en général, échappé aux observateurs ; 2° un peu au delà du point où, après s'être dirigé d'abord vers la face ventrale par un trajet intraépidermique, le tube néphridien, dégagé de l'épiderme, s'infléchit pour remonter vers la face dorsale, il présente une sorte de poche très nettement marquée. N'ayant pas eu à ma disposition d'échantillons vivants de Sigalioniens, je n'ai pas pu déterminer le rôle physiologique de cette dilatation dorsale du canal néphridien ; 3° enfin, chez les Sigalioniens, les lèvres du pavillon interne de la néphridie sont sensiblement épaissies, ce que je n'ai jamais constaté chez les Polynoiiniens (fig. 83). En outre, le pavillon se dégage plus nettement du dissé-
piment.



FIG. 83. — *Leanira Giardi* n. sp.
Orifice interne de la néphridie.

En ce qui a trait aux Hermioniens, je dois signaler d'abord l'erreur de COSMOVICI [80] lorsqu'il dit que l'organe segmentaire s'ouvre à l'extérieur sur la face dorsale du parapode ; des coupes faites sur *Hermione hystrix* (1) m'ont permis de constater que, ici

(1) Comme l'on sait, il n'y a aucune différence entre *Hermione fallax* QFGS et *H. hystrix* SAV. DE QUATREFAGES n'admettait pas qu'une même espèce pût se trouver à la fois dans la Méditerranée et l'Océan. Retrouvant dans l'Atlantique l'*H. hystrix* SAV. décrite comme méditerranéenne il lui donna le nom d'*H. Fallax*.

encore, l'orifice externe du tube néphridien se trouve sur la paroi du soma, tout près de la base du parapode à la face ventrale de l'animal. Il n'existe pas ici de papille néphridienne ; le canal suit un trajet analogue à celui qui a été décrit chez les Polynoiniens, avant de traverser le dissépiment et de se dilater en un pavillon vibratile.

Physiologie. — Il est généralement admis que les néphridies, chez les Annélides, jouent un rôle dans l'excrétion ; il semble naturel, au premier abord, d'admettre que les substances de déchet contenues dans le liquide de la cavité générale passent, par l'intermédiaire du pavillon cilié ou néphrostome, dans la lumière de l'organe segmentaire et sont ensuite rejetées au dehors par le jeu des cils vibratiles. Cette conception du rôle physiologique du cœcum serait inexacte. En fait, sauf au moment de l'expulsion des produits génitaux, la communication établie par le canal néphridien entre l'extérieur et la cavité générale est purement virtuelle et les produits à excréter doivent d'abord arriver dans les cellules néphridiennes, où ils subissent sans doute une élaboration spéciale avant d'être rejetés dans la lumière de l'organe qui, physiologiquement parlant, représente ici le dehors.

Mais, ceci rappelé, une question se pose : toutes les matières nuisibles à l'organisme ou simplement inutiles sont-elles susceptibles d'être éliminées par cette voie, ou bien seulement certaines d'entre elles ? La méthode des injections physiologiques, due à KOWALEWSKI, permet de répondre à cette question. Ainsi que je l'ai dit plus haut je l'ai appliquée à quatre types seulement *Aphrodite aculeata* L., *Lepidonotus clava* MONT., *Lagisca extenuata* GR. et *Hermadion pellucidum* EHL. J'ai exposé ailleurs le procédé opératoire.

Parmi les substances dont j'ai fait l'injection, deux seulement sont éliminées par les néphridies : ce sont le carminate d'ammoniaque et la teinture de tournesol. En injectant des doses faibles de solutions concentrées dans le cœlome d'*Aphrodite aculeata* j'ai toujours vu, au bout d'un temps variable, mais qui ne dépassait jamais quelques heures, que la coloration générale produite par la substance injectée disparaissait et que, seules, les néphridies se trouvaient ensuite modifiées. Dans le cas du carminate d'ammoniaque, elles prenaient une coloration rouge très marquée. Et il en était de même après l'injection du tournesol *bleu*. Cette dernière

observation nous apprend que les néphridies doivent sécréter des substances acides en assez grande quantité, car le virage est très net. Les substances excrétées par les organes segmentaires se trouvent toujours dans des vacuoles plus ou moins développées des cellules constituant la paroi.

J'ai eu occasion déjà de dire que les différentes réactions pour la mise en évidence de l'acide urique ou de ses sels ne m'avaient donné aucun résultat. Les cellules excrétrices à carminate de la néphridie ne contiennent donc ni acide urique, ni urates.



RÉSUMÉ GÉNÉRAL.

L'étude que nous venons de faire d'un certain nombre de types de la famille des Aphroditiens, nous a révélé que ces animaux présentent, à côté de caractères qui leur sont communs avec tous les Annélides et sur lesquels nous ne reviendrons pas, un certain nombre de particularités que nous allons rappeler brièvement.

Morphologie externe. — Tout d'abord, un caractère commun à tous les Aphroditiens et qui leur est propre, permet de reconnaître à première vue si un Annélide appartient à cette famille : sur la face dorsale du corps se sont développés, aux dépens de l'épiderme, des appendices foliacés, lamelleux, que l'on a désignés sous le nom d'*élytres*. Il est généralement admis que ces appendices sont des cirres dorsaux aplatis ; j'ai exposé les raisons qui ne me permettent pas de me ranger à cette opinion et montré que l'élytre est un appendice entièrement nouveau, et non la transformation d'un appendice préexistant. Mais son développement a eu pour effet d'arrêter l'évolution du cirre dorsal ; il résulte de là que les anneaux successifs portent soit des élytres, soit des cirres dorsaux ; c'est cette alternance qui, mal interprétée par DE BLAINVILLE, l'avait conduit à considérer comme homologues deux organes qui, en réalité, appartiennent à deux séries bien distinctes.

J'ai pu, en étudiant la morphologie de la région antérieure, démontrer l'existence de ce que j'ai appelé la plaque sous-céphalique ; j'ai décrit les diverses formes que peut prendre cette dépendance du premier segment somatique et étudié les modalités diverses de ses rapports avec le lobe céphalique. Très réduite chez les Polynoiniens, la plaque sous-céphalique forme en avant, chez les Hermioniens, la proéminence ventrale à laquelle KINBERG a donné le nom de *tubercule facial* ; chez beaucoup de Sigalioniens elle se prolonge en deux *lamelles prébuccales* qui se soudent aux parapodes du premier segment.

J'ai enfin montré que les genres *Sthenelais*, *Leanira*, *Psammostyche* étaient pourvus de trois antennes dont les deux latérales sont soudées aux parapodes du premier segment et peuvent simuler une troisième paire de cirres tentaculaires. L'étude de *Leanira Giarid*

n. sp. m'a d'ailleurs permis de constater directement ce fait qui se révèle, en quelque sorte, au seul examen de la région antérieure de cette forme intéressante, sans qu'il soit besoin d'avoir recours à l'étude des coupes.

Téguments. — La structure du cirrophore chez les Polynoiens présente une particularité curieuse : la disposition que j'ai décrite — et qui n'avait jamais été signalée jusqu'ici, sur aucun Annélide — permet d'expliquer la caducité si grande des cirres dorsaux de ces animaux ; le développement de la poche intraépidermique du cirrophore, dont j'ai découvert l'existence, entraîne une réduction considérable de la surface d'insertion du cirrostyle sur son support et, en fait, les deux parties du cirre ne sont plus reliées l'une à l'autre que par une mince membrane annulaire, qu'une contraction un peu brusque suffit à déchirer.

Il se produit d'ailleurs, dans l'élytrophore des Polynoiens, dont les élytres sont si caducs, un phénomène analogue.

J'ai établi que ces élytres sont des organes d'origine exclusivement épidermique ; leur structure avait été bien décrite par JOURDAN, avec lequel je suis d'accord sur la plupart des points ; leurs divers rôles (protection, incubation, production de lumière, entretien d'un courant d'eau sur la face dorsale) ont été successivement mis en évidence.

Système nerveux. — En ce qui concerne le système nerveux, les faits les plus importants à noter sont les suivants :

1° Dans l'encéphale :

a) La disparition du cerveau postérieur, qui n'est d'ailleurs qu'une conséquence de la disparition de l'organe nuchal.

b) L'existence d'un ganglion optique dépendant du cerveau moyen et toujours si étroitement fusionné au ganglion palpaire, dépendance du cerveau antérieur, qu'il a complètement échappé aux observateurs qui m'ont précédé.

2° Dans la chaîne ventrale :

a) L'absence, chez la plupart des formes, de ganglions à limites nettes, les cellules nerveuses étant uniformément réparties le long des deux cordons qui forment la chaîne.

b) L'existence, néanmoins, d'un ganglion commissural qui, fournissant seulement le nerf du premier anneau doit être considéré comme formé par des cellules nerveuses appartenant à ce segment, remontées le long des connectifs.

c) L'union intime, chez la plupart des formes — les Hermioniens seuls font exception — de la chaîne nerveuse et de l'épiderme ;

3° Le système nerveux stomato-gastrique est bien développé, en raison même du développement qu'a pris chez les Aphroditiens la région proboscidiennne du tube digestif ;

4° En ce qui concerne les organes du sens, il faut surtout noter l'absence complète d'organe nuchal.

Appareil digestif. — La trompe des Aphroditiens est composée de trois régions bien distinctes : la gaine pharyngienne, la trompe pharyngienne, et enfin le ventricule, dont l'existence avait été jusqu'ici méconnue.

L'intestin est le siège des phénomènes de digestion et d'absorption.

Un trait caractéristique de l'organisation des Aphroditiens est la présence dans chaque segment intestinal d'une paire de cœcums formés par l'évagination de l'intestin.

L'étude histologique et physiologique de ces organes m'a conduit aux conclusions suivantes :

Les cœcums sont des organes sécréteurs ; les ferments élaborés par certains des éléments de leurs parois digèrent la fibrine, lentement en milieu neutre, plus rapidement en milieu alcalin.

Les cœcums sont aussi des organes excréteurs. La plupart des cellules qui constituent leur paroi sont des cellules à vacuoles excrétaut normalement de l'acide urique ou des urates ; à la suite des injections physiologiques, ces cellules absorbent le carmin d'indigo, le vert de méthyle, la fuchsine acide, la safranine, et le brun Bismarck. Le carminate d'ammoniaque et la teinture de tournesol ne sont pas absorbés.

Enfin, les aliments ne pénétrant jamais dans les cœcums, l'on ne saurait dire que les Aphroditiens sont des Annélides phlébentérés (DE QUATREFAGES) ni, à plus forte raison, parler du rôle du phlébentérisme dans la physiologie de ces types.

Appareil circulatoire. — Contrairement aux affirmations répétées de CLAPAREDE, et à l'opinion la plus répandue aujourd'hui encore, les Aphroditieus sont normalement pourvus d'un appareil circulatoire formé de deux troncs, l'un dorsal, l'autre ventral, réunis en avant par un collier vasculaire péri-œsophagien. Cet appareil vasculaire rappelle donc celui des Phyllodociens.

Néphridies. — Les organes segmentaires sont des tubes, plus ou moins contournés ouverts à leurs deux extrémités : l'extrémité postérieure perfore les téguments dans la région postérieure de chaque segment et latéralement. L'extrémité antérieure traverse le dissépiment et l'entonnoir s'ouvre dans l'anneau qui précède celui où la néphridie accomplit la plus grande partie de son trajet.



AFFINITÉS DES APHRODITIENS

La question des affinités des Aphroditiens n'a jamais été discutée d'une façon bien approfondie. Mais beaucoup d'auteurs ont en quelque sorte traduit leur manière de voir sur ce point dans la classification qu'ils adoptaient ; leurs opinions sont d'ailleurs assez semblables entre elles, ainsi que l'on en pourra juger par ce qui suit.

SAVIGNY groupait dans la famille des Aphrodités les Aphroditiens tels que nous les avons définis et, en outre, le genre *Palmyra*.

AUDOUIN et MILNE-EDWARDS [32], GRUBE [51] admettent cette classification. KINBERG [55, 58] est, au fond, du même avis ; mais les Aphrodités de SAVIGNY forment pour lui un ordre divisé en sept familles, les six premières comprenant tous les Aphroditiens (*sensu* SCHMARDA) ; la septième est constituée par le seul genre *Palmyra*.

GRUBE a sur les autres auteurs que nous avons cités l'avantage d'avoir indiqué les affinités réciproques des diverses familles qui constituent pour lui la classe des Annélides ; il groupe autour des Aphrodités de SAVIGNY les Amphinomiens, les Phyllodociens et les Lycoridiens.

EHLERS [61] place les Aphroditiens entre les Chrysopétaliens et les Phyllodociens ; les Amphinomiens, que GRUBE rapprochait des Aphroditiens, forment pour EHLERS un groupe que l'on doit placer tout à fait à part. Les Chrysopétaliens sont apparentés aux Aphroditiens dont ils se rapprochent par la présence de mâchoires et de diverticules intestinaux, dont ils se distinguent par la possession de *palées*. Quant aux Phyllodociens, ils ont en commun avec les Aphroditiens ce caractère d'avoir des cirres dorsaux aplatis ; mais leur corps est allongé, vermiforme.

DE QUATREFAGES [65] constitué pour les Aphroditiens et les Palmyriens (Chrysopétaliens EHLERS) un sous-ordre spécial, celui des *Erraticæ aberrantes* et il admet d'autre part que le type des Amphinomiens est, chez les *Erraticæ propriae* une sorte de répétition du type des Aphroditiens ; c'est-à-dire que les deux groupes sont de véritables correspondants zoologiques.

LEVINSEN [83] divise les Polychètes en 11 groupes; l'un de ces groupes, celui des *Aphroditiformia* comprend les Aphroditiens et les Palmyriens et se trouve placé entre les *Phyllodociformia* (Phyllodociens, Alciopiens, Nephthydiens) et les *Amphinomiformia* (Amphinomiens).

RACOVITZA [96] a étudié différents types de la familles de Amphinomiens et, parmi les Palmyriens, le genre *Chrysopetalum*.

Il admet que l'on est tenté de rapprocher les Amphinomiens des Aphroditiens, à cause de la constitution du lobe céphalique et du parapode, à cause aussi de l'aspect général du corps; mais, ajoute-t-il, il faut se garder d'étendre trop ce rapprochement: tout ce que l'on peut dire, c'est que la famille des Aphroditiens est celle qui diffère le moins des Amphinomiens.

En discutant, d'autre part, la position systématique du genre *Chrysopetalum*, l'auteur constate qu'il est impossible de réunir, comme on a l'habitude de le faire les *Palmyra* et les Chrysopétaliens. Les *Palmyra* sont peut-être de véritables Aphroditiens. Pour les Chrysopétaliens, ils peuvent dériver de la même souche que les Aphroditiens; mais la séparation doit, en tout cas, s'être effectuée depuis longtemps, avant la transformation des cirres parapodiaux en élytres, car les Chrysopétaliens ne présentent pas trace de cette disposition.

En résumé :

1° Tous les auteurs sont d'accord pour rapprocher les Aphroditidæ des *Palmyra* et des Chrysopétaliens.

2° Certains d'entre eux attribuent aux Aphroditiens une parenté étroite avec les Amphinomiens, pour les raisons indiquées par RACOVITZA, qui ne partage d'ailleurs pas complètement cette opinion.

3° D'autres enfin, admettant la théorie de l'homologie du cirre et de l'élytre, considèrent ce dernier comme un cirre dorsal aplati; et, comme les Phyllodociens leur présentent aussi ce caractère d'avoir des cirres foliacés, ils voient dans ce fait une raison de les rapprocher des Aphroditiens.

J'examinerai d'abord ce dernier point.

Je crois avoir démontré, dans les pages qui précèdent, que l'élytre n'est pas un cirre dorsal aplati; il résulte immédiatement de là que

la seule raison que l'on ait invoquée pour établir entre les Phyllociens et les Aphroditiens une parenté étroite ne saurait être considérée comme valable.

Le rôle que joue cet appendice nouveau, l'élytre, dans la morphologie et la physiologie de l'animal est si considérable qu'il paraît naturel de réunir dans un même ensemble les Annélides qui en sont pourvus ; l'étude anatomique de ces formes ne peut d'ailleurs que justifier cette opinion : il n'y a, somme toute, entre les genres divers que nous avons étudiés que des différences de détail ; les ressemblances nombreuses que nous avons eu à constater et qui portent sur les traits essentiels de l'anatomie permettent de dire qu'il y a, pour les Annélides à élytres, un type d'organisation parfaitement net, et qui d'ailleurs leur est propre. Les Aphroditiens (*sensu* SCHMARDA, forment donc une famille naturelle, dont il serait fâcheux de rompre l'unité.

En raison même des caractères anatomiques et morphologiques si spéciaux des types qui la composent, cette famille paraît devoir occuper une place tout à fait à part dans la série des Annélides. Elle comprend d'ailleurs, malgré son évidente homogénéité, des types plus ou moins évolués, et les Aphroditiens qui apparaissent comme les moins évolués, je veux dire les Polynoiniens, se présentent à nous avec un ensemble de caractères qui doivent les faire considérer comme des types primitifs dans le phylum des Polychètes rapaces ; je me contente sur ce point, de renvoyer le lecteur à ce que j'ai dit, à propos du système nerveux (chaîne ventrale) et de l'appareil circulatoire.

Il faut donc admettre que la séparation entre les Aphroditiens et les autres Annélides s'est effectuée d'une façon très précoce, à un moment où le type « Polychète » n'avait pas encore beaucoup évolué.

Les Polynoiniens, types primitifs sont, par cela même, apparentés d'assez près aux formes que l'on considère en général comme les plus primitives du groupe des Errants, c'est-à-dire aux Syllidiens et aux Phyllociens.

Mais, à partir de l'ancêtre hypothétique commun de ces types, l'évolution s'est poursuivie dans deux sens bien distincts : la série des Annélides à élytres a évolué de son côté tandis que par ailleurs

apparaissaient, après les Syllidiens et Phyllodociens, des formes comme les Hésioniens, les Lycoridiens, les Nephthydiens, les Euniciens, etc., etc.

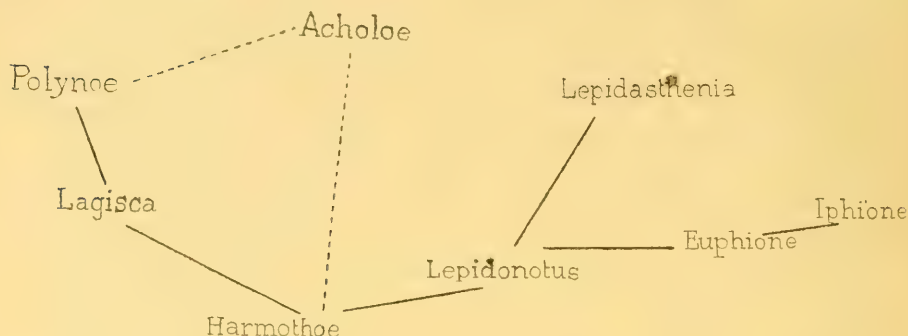
En ce qui concerne la phylogénie des Aphroditiens, elle paraît difficile à établir d'une façon précise ; il n'est pas douteux que les Polynoiniens doivent être considérés comme les formes ancestrales du groupe. Les études de VON MARENZELLER [74, 75] sur *Lepidasthenia elegans* montrent, d'autre part, que dans cette tribu les formes chez lesquelles les antennes latérales ont une insertion marginale dérivent vraisemblablement de formes à antennes latérales insérées ventralement ; le type *Harmothoe* serait donc plus primitif que le type *Lepidonotus* ; on ne peut, d'ailleurs, en voyant des formes comme les *Lagisca*, se défendre de l'idée qu'elles établissent un passage entre les *Harmothoe* et les Polynoiniens vermiformes incomplètement vêtus. En supposant que ces hypothèses soient exactes, il resterait à trouver la place que doit occuper dans la tribu l'un des types les plus intéressants, l'*Acholoe*, et l'on peut émettre sur l'origine de cette forme les deux hypothèses suivantes : ou bien l'*Acholoe* est une *Polynoe* qui aurait acquis des élytres dans la région postérieure du corps, ou bien elle dérive directement des *Harmothoe* ; en faveur de la première opinion plaide ce fait que les tubercules dorsaux ont un développement comparable dans les deux genres *Polynoe* et *Acholoe* et en outre, l'on pourrait considérer les *Polyeunoa* comme un type intermédiaire aux deux précédents ; la seconde opinion peut être soutenue aussi : le lobe céphalique des *Acholoe* rappelle de très près celui des *Harmothoe*, la forme des soies est à peu près la même dans les deux genres (1). Quoi qu'il en soit *Acholoe astericola* DELLE CHIAJE est l'un des représentants les plus hautement différenciés du groupe des Polynoiniens.

Il reste enfin à préciser l'origine du genre *Iphione* ; il semble possible, d'après la description que MACINTOSH [85] a donnée de l'*Euphione Elisabethae* d'admettre qu'elle établit un passage entre les *Lepidonotus* et les *Iphione*.

Nous serions donc conduits à établir le tableau généalogique

(1) C'est cette seconde manière de voir que j'adopterais de préférence ; la considération de formes à tubercule dorsal bien développé, comme l'*H. borealis* THÉEL me paraît intéressante à noter, au point de vue de la question dont je m'occupe ici.

suivant qui comprend les genres principaux de la tribu des Polynoiens :



Il reste à le compléter par l'adjonction des autres tribus.

Il paraît naturel d'admettre que les *Acholoe* ont pu donner naissance aux Sigalioniens et aux Peisidiciens. Le tubercule branchial acquis, chez ces Polynoiens, une structure beaucoup plus complexe que chez aucun autre, et par bien des points, rappelle la branchie des Sigalioniens ; nous avons vu, en outre que chez *Acholoe* la partie ventrale du cœcum subit une réduction assez considérable et qu'ainsi la forme de l'organe tout entier se rapproche de celle que l'on observe chez les Sigalioniens. Enfin il est intéressant de constater que, chez *Acholoe* comme chez les Sigalioniens, le cirre neural est pourvu d'un véritable cirrophore.

Les *Iphione* sont, en général, considérés comme des types aberrants établissant un passage des Polynoiens aux Hermioniens.

Il paraît bien difficile, après la description que MAC-INTOSH [85] a donnée de *Palmyra aurifera* SAV. de ne pas rattacher cette forme aux *Hermioninæ* (voir chapitre III).

Il est enfin permis de se demander si les Acoëtiens ne descendraient pas des *Lepidasthenia*. La plupart des espèces décrites dans ce genre et les deux seuls représentants connus du genre excessivement voisin *Lepidametria* sont parasites d'Annélides tubicoles (*Amphitrite*) et toutes les formes décrites de *Lepidasthenia* et de

Lepidametria ont en commun ce caractère d'avoir un parapode remarquable par la réduction qu'a subie la rame dorsale qui, chez beaucoup d'entre elles, est dépourvue de toute soie.

Les Acoëtiens habitent un tube qu'ils secrètent; chez beaucoup d'entre eux (*Punthalis*, *Polyodontes*) les soies de la rame dorsale font complètement défaut et il s'est développé, en leur lieu et place une *glande fileuse* secrétant des fibrilles très analogues à celles qui par leur réunion constituent les soies; ces fibrilles jouent un rôle dans la formation du tube (H. EISIG [87]).

L'hypothèse émise plus haut, c'est donc que des *Lepidasthenia*, parasites dans le tube d'autres Annélides, sont dérivés les Acoëtiens, se construisant eux-mêmes leur demeure. Cette supposition peut paraître, au premier abord, un peu hardie. En réalité si l'on admet, et l'on est bien obligé de le faire, que les Acoëtiens descendent d'autres Aphroditidæ, il paraîtra au contraire très naturel de rechercher leurs ancêtres parmi les formes parasites de Polychètes tubicoles, si l'on a présents à l'esprit les faits rappelés plus loin; et dès lors, comme on ne peut évidemment songer à une filiation directe entre les *Polynoe* et les Acoëtiens l'on est conduit à l'hypothèse que j'ai émise, à savoir que ceux-ci descendent des *Lepidasthenia*.

Voici maintenant les faits auxquels je viens de faire allusion.

OSTEN SACKEN (1) a démontré que les Cecidomyidæ dérivent des Mycetophylidæ: il semble par suite naturel de considérer comme les plus primitifs parmi les Diptères Cecidomyides ceux qui ont conservé le genre de vie de leurs ancêtres les Mycetophilides et qui vivent, comme ceux-ci, sur les champignons; puis ont sans doute apparus les types qui, vivant toujours sur les champignons, se nourrissent des différents animaux mycétophiles; une adaptation nouvelle a pu dès lors amener l'apparition des formes gallicoles, inquilines, faisant leur proie des producteurs de la galle où elles trouvent, en même temps, un abri; enfin se sont développées les nombreuses formes cécidiogènes.

Les Chalcidiens nous offrent un exemple absolument analogue: la plupart des formes appartenant aux genres *Isosoma* et *Eurytoma*

(1) Berliner Entomologische Zeitung, tome 37 (1892).

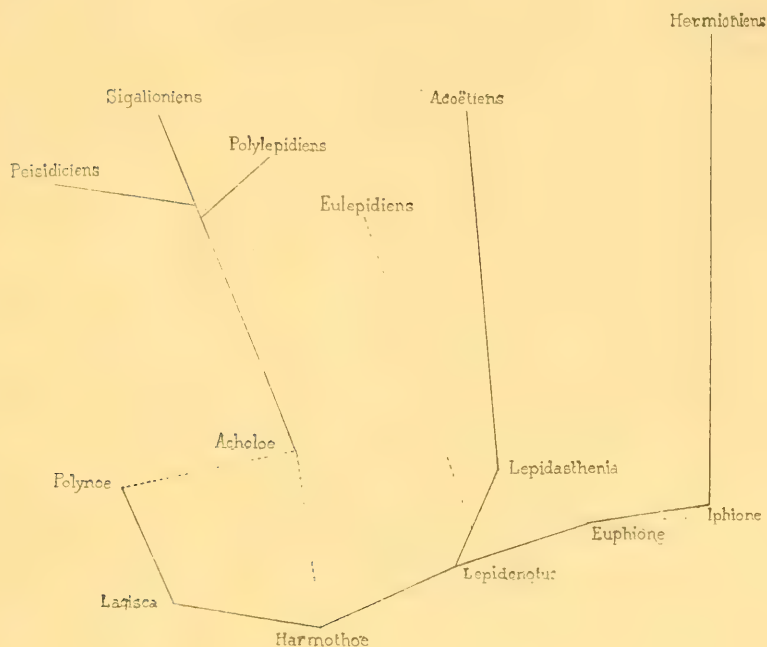
sont carnivores et beaucoup d'entre elles vivent dans des galles dont elles détruisent le producteur ; mais il est aussi d'autres espèces qui produisent la galle dans laquelle elles s'abritent (*Eurytoma Calamagrostidis* sur *C. epigeios* ; *I. hyalipenne* sur *Psamma arenaria* ; *I. Brischkei* sur *Elymus arenarius* ; *I. Giraudi* sur *Festuca gigantea*).

Les *Lepidasthenia* profitent du tube formé par les *Amphitrite* comme les *Cecidomyides* gallicoles et les *Isosoma* parasites profitent de la galle formée par leur victime. Les *Cecidomyides* et les *Chalcidiens* cecidiogènes sont aux *Cecidomyides* et aux *Chalcidiens* gallicoles ce que seraient, dans l'hypothèse que nous émettons, les *Acoëtiens* par rapport aux *Lepidasthenia* (2).

(2) Il est, je pense, inutile d'insister sur l'importance considérable que présentent au point de vue biologique les faits que je rappelle ici. Cette notion de l'enchaînement des parasites a été introduite dans la science par GIARD, en 1875. Ses idées sur ce point furent vivement combattues à leur apparition. Dans ses cours de Lille et de la Sorbonne, le savant professeur est, à maintes reprises, revenu sur ces faits de *dioxénie* et de *cœnoxénie*, citant, parmi nombre d'autres exemples, ceux des *Chalcidiens* et des *Cecidomyides* que j'ai rapportés et qu'il a d'ailleurs publiés ; sans avoir eu connaissance de ses idées sur ce point, HOWARD en ce qui concerne les *Chalcidiens*, OSTEN SACKEN pour les *Cecidomyides* ont, par leurs découvertes, apporté une confirmation absolue à cette théorie de GIARD, qui est aujourd'hui classique.



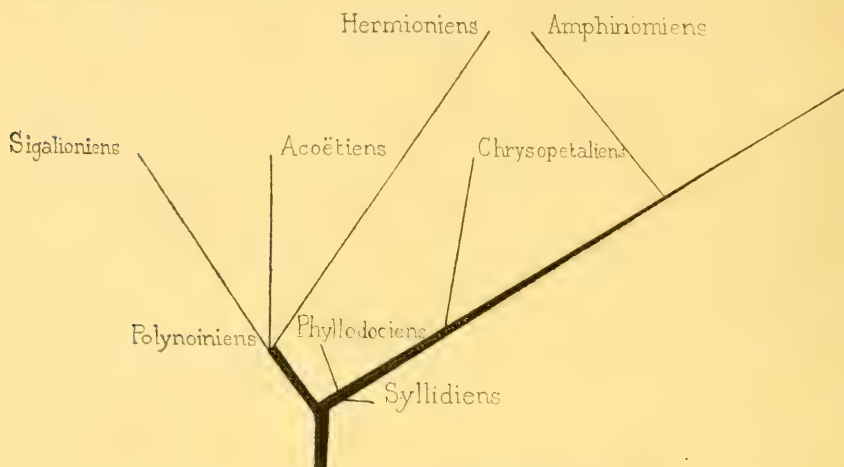
Le tableau ci-dessous indique les affinités réciproques des Aphroditiens.



La forme du corps, celle de l'appareil digestif et du système circulatoire des Chrysopétaliens ou, pour parler plus exactement des *Chrysopetalum* (ce genre étant le seul qui soit un peu connu) rapprochent évidemment ces types des Aphroditiens, et plus particulièrement des Hermioniens ; mais il y a d'autre part, entre ces deux séries de formes, des différences marquées dans la structure du lobe céphalique et dans la constitution du parapode ; enfin et surtout, les Chrysopétaliens ne présentent pas la moindre trace d'élytres.

Quant aux Amphinomiens, ils paraissent bien devoir être envisagés, ainsi que le voulait DE QUATREFAGES, comme les représentants, parmi les Annélides dépourvus d'élytres, non pas des Aphroditiens en général, mais plus spécialement des Hermioniens; les ressemblances que l'on peut constater et qui ont été bien souvent signalées entre l'*Aphrodite* d'une part et l'*Euphrosyne* ou l'*Amphinome* de l'autre paraissent être le résultat d'une convergence due sans doute à l'identité du mode de vie.

Ce que nous avons dit de la place des Aphroditiens dans le phylum des Polychètes peut donc se résumer dans le tableau suivant :



Ce schéma met en évidence les faits essentiels suivants :

1^o Les Aphroditiens forment, sur l'arbre généalogique des Polychètes, un rameau distinct, détaché du tronc commun au voisinage de la base de ce tronc; c'est, si l'on veut l'une des deux seules maîtresses branches de cet arbre. Il résulte d'ailleurs de là que les Aphroditiens les plus primitifs sont encore apparentés d'assez près aux formes les moins évoluées (Syllidiens et Phyllodociens) du groupe des Errants.

2^o Les types hautement différenciés de la famille des Aphroditiens ont une organisation qui rappelle celle des Chrysopétaliens et des Amphinomiens. Mais l'on ne peut voir dans ce fait que le résultat d'une convergence amenée par l'adaptation à des conditions de vie absolument comparables.

LETTRES COMMUNES A TOUTES LES FIGURES.

<i>A.l.</i>	Antenne latérale.	<i>M.l.d.</i>	Muscle longitudinal dorsal.
<i>A.m.</i>	Antenne médiane.	<i>M.l.v.</i>	Muscle longitudinal ventral.
<i>Bas.</i>	Basale.	<i>M.m.</i>	Muscles moteurs de la trompe.
<i>Bat.</i>	Batonnet de cellule rétinienne.	<i>M.o.</i>	Muscles obliques.
<i>Br.</i>	Branchie.	<i>M.rétr.</i>	Muscles rétracteurs.
<i>B.s.d.</i>	Bulbe sétigère dorsal.	<i>n.</i>	Noyau.
<i>B.s.v.</i>	Bulbe sétigère ventral.	<i>N.</i>	Nerf.
<i>C.a.</i>	Cerveau antérieur.	<i>N.A.l.</i>	Nerf de l'antenne latérale.
<i>Can.</i>	Canal évacuateur des papilles.	<i>N.A.m.</i>	Nerf de l'antenne médiane.
<i>C.d.</i>	Cirre dorsal.	<i>Néph.</i>	Néphridie.
<i>Cér.</i>	Cératophore.	<i>N.opt.</i>	Nerf optique.
<i>C.G.</i>	Cellule géante.	<i>N.P.</i>	Nerf du Palpe.
<i>C.gl.</i>	Cellule glandulaire.	<i>N.st.</i>	Nerf stomato-gastrique.
<i>Ch.n.</i>	Chaîne nerveuse ventrale.	<i>Œ.</i>	Œil.
<i>C.m.</i>	Cerveau moyen.	<i>Omm.</i>	Ommatophore.
<i>Cœ.</i>	Cœcum.	<i>P.</i>	Palpe.
<i>C.s.</i>	Cellule de soutien.	<i>Pap.</i>	Papille de l'élytre.
<i>C.t.</i>	Cirre tentaculaire.	<i>Par.</i>	Parapode.
<i>Cut.</i>	Cuticule.	<i>Pér.</i>	Péritoine.
<i>C.v.</i>	Cirre ventral.	<i>Pap.Tr.</i>	Papille de la trompe.
<i>D.</i>	Dissépiment.	<i>Po.</i>	Poche intra-épidermique du cirrophore.
<i>El.</i>	Elytre.	<i>P.s.c.</i>	Plaque sous-céphalique.
<i>Elytroph.</i>	Elytrophore.	<i>R.a.</i>	Racine antérieure du connectif.
<i>Ep.</i>	Epiderme.	<i>R.d.</i>	Rame dorsale.
<i>Epith.</i>	Epithélium.	<i>Rét.</i>	Rétine.
<i>G.com.</i>	Ganglion commissural.	<i>R.p.</i>	Racine postérieure du connectif.
<i>Gg.opt.</i>	Ganglion optique.	<i>R.st.</i>	Racine du stomato-gastrique.
<i>Gg.p.</i>	Ganglion palpaire.	<i>R.v.</i>	Rame ventrale.
<i>G.ph.</i>	Gaine pharyngienne.	<i>T.d.</i>	Tubercule dorsal.
<i>Int.</i>	Intestin.	<i>T.f.</i>	Tubercule facial.
<i>Lob.céph.</i>	Lobe céphalique.	<i>Tr.</i>	Trompe.
<i>L.par.</i>	Lamelle parapodiale.	<i>T.s.ép.</i>	Tissu sous-épidermique.
<i>L.pr.</i>	Lamelle prébuccale.	<i>V.</i>	Ventricule.
<i>M.</i>	Muscle.	<i>V.d.</i>	Vaisseau dorsal.
<i>M.am.</i>	Muscle amortisseur.	<i>V.v.</i>	Vaisseau ventral.
<i>M.d.</i>	Muscle droit.		

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

-
1892. ANDREWS. — On the eyes of Polychæteous Annelids. *Journal of Morphology*, tome 7.
1832. AUDOUIN (V.) et MILNE-EDWARDS (H.). — Classification des Annélides et description de celles qui habitent les côtes de la France. *Ann. d. Sc. naturelles*, tome 27.
1864. BAIRD. — Description of a new variety of *Lepidonotus* parasitic in the tube of *Chaetopterus insignis*. *Trans. Linn. Soc. London*, 1864.
1865. — Contributions towards a monograph of Annelida belonging to the Aphroditacea. *Journ. Linn. Soc. London. Zoology*, tome 8.
1869. — Contributions to a monograph of the Aphroditacea. *Journ. Linn. Soc. London-Zoology*, tome 9.
1889. BEDDARD. — Report on Annelids from the Mergui Archipelago. *Journ. Linn. Soc. of London-Zoology*, tome 21.
1828. DE BLAINVILLE. — Dictionnaire des Sciences naturelles, tome 57. Article Vers. 8^e Paris, 1828.
1883. BOURNE (A.-G.). — On certain points in the anatomy of Polynoina and on the Polynoe (*Lepidonotus* LEACH) clava MONT. *Trans. Linnean Society of London. Série 2*, tome 2.
1893. BUCHANAN (miss F.). — Report on the Polychæta collected during the Royal Dublin Society's Survey of the West Coast of Ireland. Part I. Deep-water forms. *Scientific Proceed. of the R. Dublin Soc. New Series*, tome 8.
1894. — A Polynoid with branchiæ (*Eupolyodontes Cornishii*). *Quarterly Journal of Microscop. Science*, tome 35.
1885. CARUS (J.-V.). — Prodrömus faunæ mediterraneæ, tome I. *Stuttgart*, 1885.
1880. COSMOVICI. — Glandes génitales et organes segmentaires des Annélides Polychètes. *Archiv. de Zool. exp. et générale. Série 1*, tome 8.
1868. CLAPAREDE (Ed.). — Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Première partie. *Mém. Soc. de phys. et hist. nat. de Genève*, tome 19.
1870. — Les Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. Supplément. *Mém. Soc. de phys. et hist. nat. de Genève*, tome 20.
1841. COSTA. — Description de quelques Annélides nouvelles du golfe de Naples. *Ann. des Sc. natur. Zoologie*, série 2, tome 16.
1891. CUËNOT (L.). — Études sur le sang et les glandes lymphatiques dans la série animale, 2^{me} partie (Invertébrés). *Arch. de Zool. expér. et gén. Série 2*, tome 9.
1892. — Études physiologiques sur les Gastéropodes pulmonés. *Archives de Biologie*, tome 12.

1881. CZERNIAWSKI. — Materialia ad Zoographiam ponticam comparatam. Pars III, Vermes (I). *Bull. Soc. imp. des Naturalistes de Moscou*, tome 56.
1882. — Materialia ad Zoographiam ponticam comparatam. Pars III. Vermes (II). *Ibid.*, tome 57.
1853. DALYELL. — The powers of the Creator displayed in the creation, or observations of life amidst the various forms of the humbler tribes of animated nature, 3 vol. 4°, *Londres*, 1853.
1828. DELLE CHIAJE (S.). — Memorie sulla storia e notomia degli animali senza vertebre del Regno di Napoli, 4 vol., *Naples*, 1828.
1811. — Descrizione e Notomia degli animali invertebrati della Sicilia citere. *Naples*, 1811.
1864. EHLERS (E.). — Die Borstenwürmer. Erster Theil. *Leipzig*, 1864.
1875. — Beiträge zur Kenntniss der Verticalverbreitung der Borstenwürmer im Meere. *Zeitsch. f. wissensch. Zoologie*, tome 25.
1887. — Report on the Annelida (Florida Anneliden). *Reports on the Results in dredging in the U. S. Coast Survey Steamer « Blake »*. *Memoirs of the Museum of comp. Zool. at Harvard College*, tome 15.
1887. EISIG (H.). — Die Capitelliden. *Fauna und Flora der Golfes von Neapel*. 16^e *Monographie*.
1834. EHRENBERG. — Das Leuchten des Meeres. *Abhandl. d. Königl. Akad. d. Wissensch. zu Berlin*, 1834.
1780. FABRICIUS. — Fauna Groenlandica. 8° *Copenhagen et Leipzig*, 1780.
- 1897a. FAUVEL (P.). — Recherches sur les Ampharédiens. *Bull. Scientif. de la France et de la Belgique*, tome 30.
- 1897b. — Observations sur l'Eupolyodontes Cornishii BUCH. (Annélide Polychète errante). *Bull. Soc. Linnéenne de Normandie*, série 5, tome 1.
1813. FRÉMINVILLE. — Aphrodite clavigera. *Nouveau Bulletin des Sciences*, tome 3.
1882. GIARD (A.). — Sur la faune profonde de Concarneau. *Ass. franc. pour l'avanc. des Sciences. Compte rendu du Congrès de la Rochelle*.
1886. — Sur quelques Polynoidiens. *Bull. Scient. du département du Nord*. Série 2, tome 9.
1890. — Le laboratoire de Wimereux en 1889 (Recherches fauniques). *Bull. Scient. de la France et de la Belgique*, tome 22.
1899. — Coup d'œil sur la faune et note sur la flore du Boulonnais. *Extrait de l'ouvrage offert par la ville de Boulogne s/Mer aux membres du 28^e Congrès de l'A. F. A. S. tenu en cette ville en 1899*. Boulogne-sur-Mer, 1899.
1894. GIARD et BONNIER. — Contribution à l'étude des Epicarides XX. — Sur les Epicarides parasites des Arthrostracés et sur quelques Copépodes symbiotes de ces Epicarides. *Bull. Scient. de la France et de la Belgique*, tome 25.
1886. GIBSON (H.). The first Report upon the fauna of Liverpool Bay. Report on Vermes.

1897. GOODRICH (E. S.). — On the relations of the Arthropod head to the Annelid prostomium. *Quarterly Journ. of Microscop. Science*, tome 40.
1880. GRABER. — Morphologische Untersuchungen über die Augen der freilebenden Borstenwürmer. *Arch. f. mikroskop. Anatomie*, tome 17.
1896. GRAVIER (C.). — Recherches sur les Phyllodociens. *Bull. Scient. de la France et de la Belgique*, tome 29.
1898. — Etude du prostomium des Glycériens suivie de Considérations générales sur le prostomium des Annélides Polychètes. *Bull. Scient. de la France et la Belgique*, tome 31.
1838. GRUBE (ED.). — Zur Anatomie und Physiologie der Kiemenwürmer. 4^e Königsberg, 1838.
1840. — Actinien, Echinodermen und Würmer des Adriatischen und Mittelmeeres. Königsberg, 1840.
1851. — Die Familien der Anneliden, mit Angabe ihrer Gattungen und Arten. *Arch. f. Naturg.* Jahrg. XVI, tome 1.
1855. — Beschreibungen neuer oder wenig bekannter Anneliden. Vierter Beitrag. *Arch. f. Naturg.* Jahrg. XXI, tome 1.
1875. — Bemerkungen über die Familie der Aphroditeen I. Hermionea et Sigalionina. *Jahresb. d. schlesisch. Gesellsch. f. vaterland. Cultur* f. 1874.
1876. — Bemerkungen über die Familie der Aphroditeen II. Polynoia Acoëtea, Polylepidea. *Jahresb. d. schlesisch. Gesellsch. f. vaterland. Cultur* f. 1875.
1877. — Anneliden-Ausbeute S. M. S. « Gazelle ». *Monatsber. Berliner Akad. d. Wissenschaften*, 1877.
1878. — Annulata Semperiana. Beiträge zur Kenntniss der Annelidenfauna der Philippinen. *Mém. Acad. Imp. d. Sc. de St-Petersbourg. Série 7*, tome 25.
1894. HAECKER (V.). — Die spätere Entwicklung der Polynoe-Larve. *Zool. Jahrbücher. Abth. für Anatomie und Ontogenie der Thiere*, tome 8.
1889. HALLER (B.). — Beiträge zur Kenntniss der Textur des Central-Nervensystems höherer Würmer. *Arbeit. aus d. Zool. Inst. d. Univ. Wien*, tome 8.
1878. HANSEN (A.). — Anatomie von *Leanira tetragona*. *Archiv. f. Mathem. og Naturvidenskab*, tome 3.
1882. — Den Norske Nordhavs Expedition 1876-1878. VII Zoologi, Annelida, in-f°, Christiania, 1882.
1883. HASWELL (W.-A.). — A Monograph of the Australian Aphroditea. *Proceed. of the Linn. Soc. of New-South-Wales*, tome 7.
1896. HECHT (L.). — Contribution à l'étude des Nudibranches. *Mém. Soc. Zool. France*, tome 8.
1891. HORNELL. — Report on the polychæteous Annelids of the L. M. B. C. district. *Transact. Liverpool biolog. Society*, tome 5.
1877. HUXLEY. — A manual of the anatomy of invertebrated animals. Londres, 1877.
1886. JAQUET (M.). — Recherches sur le système vasculaire des Annélides. *Mith. aus d. Zool. Station zu Neapel*, tome 6.

1897. JOHNSON (H. P.). — A preliminary Account of the marine Annelids of the Pacific Coast with descriptions of new species. *Proceed. of the California Acad. of Sciences*, série 3, Zoology, vol. 1.
1839. JOHNSTON. — Miscellanea Zoologica. *Annals and Magazine of Natural History*, tome 2.
1885. JOURDAN (Et.). — Structure des Elytres de quelques Polynoës. *Zool. Anzeiger*, tome 7.
1887. — Structure histologique des téguments et appendices sensitifs de l'Hermione hystrix et du Polynoe Grubiana. *Arch. de Zool. exp. et gén* Série 2, tome 5.
1890. JOYEUX-LAFFUIE. — Etude monographique du Chétopère. *Arch. Zool. exp. et gén*. Série 2, tome 8.
1883. KALLENBACH (E.-T.). — Ueber Polynoe cirrata O. F. MÜLLER; ein Beitrag zur Kenntniss der Fauna der Kieler Bucht. *Iena*, 1883.
1855. KINBERG. — Annulata nova vel minus cognita. *Ofversigt af Kongl. Vetenskaps-Akad. Forh.*, 1855.
1857. — Annulata. *Kongl. Svenska Fregatten « Eugenie » Resa*. Zoologi I.
1879. LANGERHANS (P.). — Die Wurmfauna von Madeira. Zweiter Beitrag. *Zeitsch. f. wissenschaftl. Zool.*, tome 33.
1881. — Die Wurmfauna von Madeira. Vierter Beitrag. *Zeitschr. für wissenschaftl. Zoologie*, tome 40.
1816. LEACH. — Zoological Miscellany. *Londres* 1816.
1875. LENZ. — Die wirbellosen Thiere der Travemünder Bucht. *Anhang zu dem Jahresb. 1874-1875 der Kommission für wissenschaftliche Untersuchung d. deutschen Meere*. Berlin, 1875.
1883. LEVINSEN (M.-R.). — Systematisk-geografisk Oversigt over de nordiske Annulata, Gephyrea, Chætognathi og Balanoglossi. *Vidensk. Meddels. fra den naturhist. Foren. i Kjøbenhavn*, 1882 et 1883.
1767. LINNÉ. — Systema Naturæ. Editio duodecima.
1893. LWOFF. — Ueber den Zusammenhang von Chorda und Markrohr beim Amphioxus und ähnliche Verhältnisse bei Anneliden. *Zeitsch. f. wissensch. Zoologie*, tome 56.
1874. MAC-INTOSH (W.). — On the Annelids of the gulf of St-Lawrence, Canada. Family I Euphrosynidæ to family VI Sigalionidæ. *Ann. and Mag. of Nat. history*, série 4, tome 13.
- 1876a — On british Annelida. Part I. *Transactions of the Zool. Soc. of London*, tome 9.
- 1876b — On the Annelids of the Porcupine expedition of 1869 and 1870. Part I. — *Ibid.*
1877. — Preliminary Report on the biological Results of a cruise of H. M. S. « Valorous » to Davis Strait in 1875. — Annelida. *Proceedings of the Royal Soc. of London*, t. 25.
- 1885 — Report on the Annelida Polychæta collected by H. M. S. « Challenger » during the years 1873-1876. *Reports of the « Challenger »*. *Zoologie*, tome 12.

1890. MALAQUIN (A.). — Les Annélides Polychètes des côtes du Boulonnais (1^{re} liste). *Rev. biolog. du Nord de la France*, tome 2.
1893. — Recherches sur les Syllidiens. Morphologie. Anatomie. Reproduction. Développement. *Mém. de la Soc. des Sciences et Arts de Lille*.
1891. MALARD (A.). — Sur le mode de fermeture des cœcums glandulaires des Aphrodites. *Bulletin de la Soc. Philomat.*, 1891.
1866. MALMGREN (J.). — Nordiska Hafs — Annulater. *Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-Akad. Förhandlingar*, 1865, n° 1.
1867. — Annulata Polychæta Spetsbergiæ, Groenlandiæ, Islandiæ et Scandinaviæ hactenus cognita. *Ibid.*, 1867, n° 4.
1889. MARCHAL (P.). L'acide urique chez les Invertébrés. *Mém. Soc. Zool. de France*, tome 3.
1871. MARENZELLER (E. von). — Zur Kenntniss der Adriatischen Anneliden. *Sitzungsber. d. K. K. Akad. d. Wissensch. zu Wien*, tome 69.
1875. — Zur Kenntniss der Adriatischen Anneliden. Zweiter Beitrag. *Sitzungsber. d. K. K. Akad. d. Wissensch. zu Wien*. tome 72.
1879. — Südjapanische Anneliden. *Denksschriften d. K. K. Akad. d. Wissensch. zu Wien*, tome 41.
1892. — Sur un Polynoïde pélagique, *Nectochæta Grimaldii*, recueilli par l'Hirondelle en 1888. *Bull. Soc. Zool. de France*, tome 17.
1893. — Polychæten des Grundes, gesammelt in 1890, 1891 und 1892. *Denksschriften der K. K. Akad. der Wissensch. zu Wien*, tome 60.
1892. MICHAELSEN (W.). — Polychæten von Ceylon. *Jahrb. der Hamburg. wissenschaftl. Anstalten*, tome 9.
1873. MÖBIUS. — Jahresbericht der Kommis. für wissensch. Untersuchung der deutschen Meere, 1873.
1808. MONTAGU. — Description of several marine animals found on the south coast of Devonshire. *Transac. Linn. Soc. London*, tome 9.
1776. MÜLLER (O.-F.). — Zoologiæ Danicæ Prodomus. 8° *Copenhagen*, 1776.
- 1843a. CERSTED. — Annulatorum Danicorum Conspectus. Fasc. 1. Maricola, 8°, *Hafniæ*, 1843.
- 1843b. — Grönlands Annulata Dorsibranchiata.
1815. OKEN. — Lehrbuch der Naturgeschichte. Dritter Theil, Zoologie. 2 vol. 8°, Leipzig, 1815.
1896. ORLANDI (S.). Di alcuni Annelidi Policheti del Mediterraneo. *Atti. Soc. Lig. Sc. natur e geogr.*, tome 7.
1768. PALLAS. — Miscellanea Zoologica. 4° *Lugduni Batavorum*, 1768.
1874. PANCERI (P.). — Intorno alla luce che emane dei nervi delle Polynoe. *Rendic. dell'Accad. delle Sc. fisiche et matematiche (Napoli)*. Anno 13.
1875. — La luce e gli organi luminosi di alcuni Annelidi. *Atti della R. Acad. delle Sc. fis. e matemat. Napoli*, vol. 7.
1885. PRUVOT (G.). — Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des Annélides Polychètes. *Arch. de Zool. expérim. et générale*. Série 2, tome 3.

1895. PRUVOT (G.) — Coup d'œil sur la distribution générale des Invertébrés dans la région de Banyuls (golfe du Lion). *Arch. de Zool. exp. et génér.* Série 3, tome 3.
1895. PRUVOT (G.) et RACOVITZA (G.). — Matériaux pour la faune des Annélides de Banyuls. Première partie. *Ibid.*
1843. DE QUATREFAGES (A.). — Note sur un nouveau mode de phosphorescence observé chez quelques Annélides et Ophypures. *Ann. des Sc. naturelles. Zoologie.* Série 2, t. 19.
1844. — Observations générales sur le phlébentérisme. Organisation des Pycnogonides. *C. R. Ac. Sc. Paris*, tome 19.
1845. — Sur le phlébenterisme. *Ann. des Sc. naturelles. Zoologie.* Série 3, tome 4.
- 1850a. — Mémoire sur la phosphorescence de quelques Invertébrés marins. *Ibid.*, série 3, tome 14.
- 1850b. — Mémoire sur le système nerveux des Annélides. *Ibid.*
1865. — Histoire naturelle des Annelés marins et d'eau douce. Annélides et Géphyriens, 2 vol. et 1 atlas. *Paris*, 1865.
1895. RACOVITZA (G.). — Sur le rôle des amibocytes chez les Annélides Polychètes. *C. R. Ac. Sc. Paris*, tome 120.
1896. — Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides Polychètes (Morphologie. Anatomie. Histologie). *Arch. de Zool. expériment. et génér.*, série 3, tome 4.
1840. RATHKE. — Beiträge zur Fauna Norwegens. *Nova Acta Acad. Leop.-Carolin. Nat. curiosorum*, t. 20.
1826. RISSO. — Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale, 5 vol. *Paris*, 1826.
1887. ROHDE (E.). — Histologische Untersuchungen über das Nervensystem der Chaetopoden. *Zool. Beiträge herausg. von Dr. Schneider*, tome 2.
1898. ROULE (L.). — Notice préliminaire sur les espèces d'Annélides recueillies dans les explorations sous-marines du « Travailleur » et du « Talisman ». *Bullet. du Mus. d'hist. nat.*, Année 1898, n° 4.
1888. DE ST-JOSEPH. — Les Annélides Polychètes des côtes de Dinard 2^{me} partie. *Ann. des Sc. naturelles. Zoologie.* Série 7, tome 5.
1895. — Les Annélides Polychètes des côtes de Dinard. Quatrième partie (Appendice). *Annales des Sc. natur. Zoologie*, Série 7, tome 20.
1898. — Les Annélides Polychètes des Côtes de France (Manche et Océan). *Ann. des Sc. natur. Zoologie*, série 8, tome 5.
1889. ST-LOUP (R.). — Sur le Polyodontes maxillosus. *C. R. Ac. Sc. Paris*, tome 109.
1896. ST-LOUP (R.). — Histoire naturelle de la France (16^{me} partie). Vers. *Paris*, 1896.
1860. SARS (M.). — Om de ved Norges Kyster forekommende Arter af Anne-lidenslægter Polynoe. — *Videnskab. Selsk. Forhandlingar Christiania.* — Aar 1860.

1820. SAVIGNY (J.-C.). — Système des Annélides, principalement de celles des côtes de l'Egypte et de la Syrie. *Description de l'Egypte. Hist. naturelle*, tome 1.
1861. SCHMARDA. — Neue wirbellose Thiere beobachtet und gesammelt auf einer Reise um die Erde, 1853-1857, tome 1, fasc. 2. *Leipzig*, 1861.
1897. SCHREINER (K. E.). — Histologische Studien über die Augen der freilebenden marinen Borstenwürmer. *Bergens Museum Aarbog for 1897*, n° 8.
1873. SELENKA (E.). — Das Gefässsystem der Aphrodite aculeata. *Niederl. Archiv. für Zoologie*, tome 2.
1891. SOULIER (A.). — Etudes sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette (secrétion du tube et appareil digestif). 8°, *Montpellier*, 1891.
1879. THÉEL. — Les Annélides Polychètes des Mers de la Nouvelle-Zemble. *Kongl. Svenska Vetenskaps-Akad. Handlingar*, tome 16.
1890. TRAUTZSCH. — Beiträge zur Kenntniss der Polynoiden von Spitzbergen. *Ienaische Zeitschrift f. Naturwissenschaft. Neue Folge*, tome 24.
1829. TREVIRANUS. — Ueber den innern Bau der stachtlichten Aphrodite. *Zeitschrift für Physiologie*, tome 3.
1885. VERRILL (A.-E.). — Notice of recent additions to the marine Invertebrata of the N. E. Coast of America. Pars V. Annelida. *Proceed. U. S. Museum*, tome 8.
1886. VIGUIER. — Etudes sur les animaux inférieurs de la baie d'Alger. II. Recherches sur les Annélides pélagiques. *Arch. de Zool. exp. et gén.* Série 2, tome 5.
1893. WAWRZICK. — Ueber das Stützgewebe des Nervensystems der Chaetopoden *Zool. Beiträge, herausg. v. Dr A. Schneider*. Tome 3.
1879. WEBSTER. — On the Annelida Chaetopoda of the Virginian Coast. *Trans. of the Albany Institut*, tome 9.
1851. WILLIAMS (Th.). — Report on the british Annelida. *Report of the twenty-first meeting of the british Association for advancement of Science*, 1851.
1859. — Researches on the structure and Homology of the reproductive organs of the Annelids. *Philosophical Transactions*, vol. 148.





LE PIED DU *DIPROTODON*
ET
L'ORIGINE ARBORICOLE DES MARSUPIAUX,

PAR

LOUIS DOLLO,

Membre correspondant de l'Académie des Sciences de New-York,
Conservateur au Musée royal d'Histoire naturelle de Belgique, à Bruxelles.

I. — Dans un travail récent (1), je me suis efforcé d'établir que tous les *Marsupiaux actuels* furent, un jour, *arboricoles*.

II. — Faute d'éléments, il me fallut, alors, renoncer à étendre mes conclusions aux *Marsupiaux fossiles*.

III. — Mais, aujourd'hui, grâce à un mémoire (2) paru depuis la rédaction du mien, et dû à la plume de MM. E.-C. STIRLING et A.-H.-C. ZIETZ, respectivement Directeur et Directeur-adjoint du South Australian Museum, à Adelaïde, je puis combler cette lacune, au moins pour une forme éteinte.

IV. — Il s'agit du *Diprotodon*.

Comme chacun le sait, celui-ci était un énorme Marsupial dont le crâne mesurait jusqu'à un mètre de long. L'animal entier

(1) L. DOLLO. *Les Ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles?* MISCELLANÉES BIOLOGIQUES DÉDIÉES AU PROFESSEUR ALFRED GIARD A L'OCCASION DU XXV^e ANNIVERSAIRE DE LA FONDATION DE LA STATION ZOOLOGIQUE DE WIMEREUX (1874-1899). Paris, 1899.

(2) E.-C. STIRLING AND A.-H.-C. ZIETZ. *Fossil Remains of Lake Callabonna. Part I Description of the Manus and Pes of Diprotodon australis, Owen.* MEM. ROY. SOC. SOUTH AUSTRALIA. Vol. I. Adelaïde, 1899.

atteignait la taille du Rhinocéros. D'après la restauration donnée par OWEN (1), ses membres étaient adaptés à la marche, et l'allure de la bête était lourde, rappelant celle des Pachydermes.



FIG. 1. — *Diprotodon australis*, OWEN. — Pleistocène. — Australie. — (D'après OWEN).

V. — La *main* et le *pied* du *Diprotodon* étaient, pourtant, imparfaitement connus.

MM. STIRLING et ZIETZ les étudient d'une manière approfondie et en fournissent des reconstitutions d'ensemble.

Tout en renvoyant au mémoire original pour les questions de détail, je noterai, ici, les réflexions suivantes (2) :

« Marsupial characters are evident in both the manus and pes of *Diprotodon*.

So far as the individual constituent bones are concerned they present resemblances to their homologous parts in both the Phalangeridae and the Phascolomyidae, but the approximation to the former is, on the whole, greater than to the latter.

(1) R. OWEN. *Researches on the Fossil Remains of the Extinct Mammals of Australia*. Londres, 1877-78.

(2) E.-C. STIRLING AND A.-H.-C. ZIETZ. *Fossil Remains*, etc., pp. 38 et 39

On the other hand, regarding the feet as a whole, they, in their shape and proportions as well as in the character and degree of the attenuation of the second and third digits of the pes, are more readily comparable to these members in the Phascolomyidæ.

With the more specialised pes of the Macropodidæ comparison of that of *Diprotodon* yields scarcely any points of resemblance except in so far as the character of the degradation of the hind feet — similar in kind but varying in degree — affords evidence of the marsupial nature of both.

Thus the conclusions as to the generalised characters of *Diprotodon*, which have been reached through other parts of the skeleton, are confirmed by the structure of the feet. »

« In the remaining portions of the pes the degradation of the hind-foot, characteristic of the Diprotodont group of the Marsupialia and of the Peramelidæ amongst the Polyprotodonts, becomes evident in the attenuation of the second and third digits — particularly of the second — and, to a less marked degree, of the phalanges of the fourth, as well as in the reduction of the hallux to the metatarsal only. This degree of diminution in the size of the parts corresponding to the second and third digits, though relatively more considerable than that which obtains in *Phascolomys*, falls short of the symmetrical and almost filiform attenuation to which they are reduced in the Macropodidæ and Peramelidæ.

In view of the syndactylism which is correlative with the reduction in size of the two digits in those marsupial families in which this condition exists, it is reasonable to suppose that it existed also in *Diprotodon*. »

« What has been said of the limitations of function imposed upon the manus by the collective feebleness of its digits, applies with even greater force to the pes, in which the feature of digital inefficiency is still more expressed either by extreme attenuation or, as in the hallux, by reduction of parts. Indeed it is difficult to imagine to what special use such digits as these might have been put. »

VI. — Il résulte de ce qui précède :

1. Que MM. STIRLING et ZIETZ retrouvent bien dans le *pied* du *Diprotodon* des caractères marsupiaux, mais qu'ils ne s'expliquent, ni sur la *signification*, ni sur l'*origine* de ces caractères.

2. Que les naturalistes australiens se déclarent impuissants à découvrir l'adaptation à laquelle correspond l'extrême réduction des orteils chez le *Diprotodon*.

VII. — Or, je vais essayer de démontrer :

1. Que les caractères marsupiaux dont il s'agit sont une preuve de la vie arboricole des ancêtres du *Diprotodon*.

2. Que ce dernier est une sorte de *Phalanger* retourné à la vie terrestre, mais qui, au lieu de s'adapter au saut (comme les Kangourous), s'est adapté à la marche, en prenant l'allure d'un *Pachyderme*.

Dès lors, les structures ancestrales (gros orteil opposable + régression du deuxième et du troisième orteils + asymétrie exagérée du pied) rendaient les orteils impropres à supporter le poids du corps et à servir pour la locomotion dans les conditions où ils sont employés chez les Pachydermes.

D'où le développement énorme du tarse, chargé de les remplacer dans leurs fonctions.

Et l'extrême réduction des orteils, devenus inutiles, — extrême réduction, qui, en définitive, a sa source dans une vie arboricole antérieure.

Le membre est devenu un véritable pilon. Le pied ne tend plus, ici, à être monodactyle, comme chez le Cheval (III) ou chez le *Chæropus* (IV). Il marche vers l'adactylie, avec, tout au plus, la conservation du cinquième métatarsien.

VIII. — Observons, d'abord, que, selon MM. STIRLING et ZIETZ, le pied du *Diprotodon*, considéré os par os, ressemble le plus à celui des *Phalangeridæ*.

Mais les *Phalangeridæ* sont essentiellement arboricoles.

Et *Diprotodon*, lui, ne l'était certainement pas, puisque c'était un Mammifère gros et lourd, rappelant les Pachydermes.

Les caractères communs ne proviennent donc pas, ici, d'un cas de convergence. Par conséquent, il nous faut les attribuer à l'hérédité.

Et, comme le pied du *Diprotodon* est plus spécialisé (réduction du gros orteil à son métatarsien + régression du quatrième orteil et des phalanges du cinquième + hypertrophie du tarse et du cinquième métatarsien) que celui des *Phalangeridæ*, c'est lui qui dérive du pied des *Phalangeridæ*, et non l'inverse.

A ce titre, déjà, le *Diprotodon* descend d'un ancêtre arboricole.

IX. — Nous avons, maintenant, à examiner de plus près, dans le pied du *Diprotodon* :

1. Les *caractères héréditaires* (précisément ceux qui se rencontrent aussi chez les *Phalangeridæ*).

2. Les *caractères adaptatifs* (ceux propres au *Diprotodon* lui-même).

X. — *Caractères héréditaires* du pied du *Diprotodon* :

1. Gros orteil opposable rudimentaire.
2. Régression du second et du troisième orteils.
3. Prédominance du quatrième orteil par rapport à ceux-ci.
4. Syndactylie extrêmement probable du second et du troisième orteils.

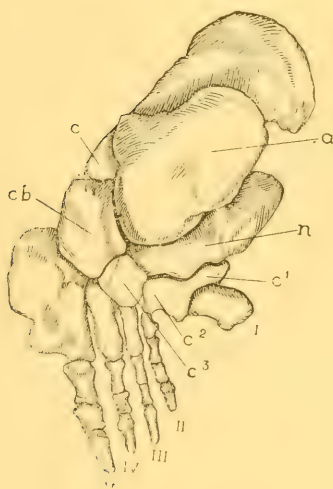


FIG. 2. — *Diprotodon australis*, OWEN. — Pleistocène. — Australie. — Squelette du pied droit, face dorsale (d'après MM. STIRLING et ZIETZ).

- a — Astragale.
 c — Calcanéum.
 c¹ — Entocunéiforme.
 c² — Mésocunéiforme.
 c³ — Ectocunéiforme.
 cb — Cuboïde.
 n — Naviculaire.
 I — Gros orteil opposable rudimentaire.

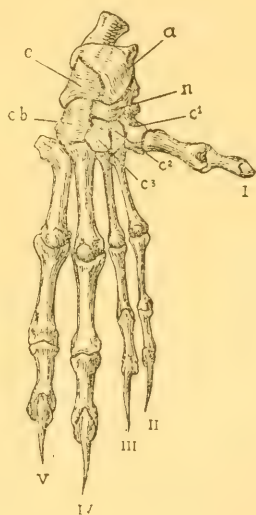


FIG. 3. — *Trichosurus vulpecula*, KERR. — Holocène. — Australie. — Squelette du pied droit, face dorsale (d'après W.-H. FLOWER et M. H. GADOW).

- a — Astragale.
 c — Calcanéum.
 c¹ — Entocunéiforme.
 c² — Mésocunéiforme.
 c³ — Ectocunéiforme.
 cb — Cuboïde.
 n — Naviculaire.
 I — Gros orteil opposable tonctionnel.

Ces caractères sont bien des *caractères héréditaires*, car ce sont les caractères de l'*adaptation à la vie arboricole* (1), et le *Diprotodon*, n'étant pas un Marsupial arboricole, ne peut les posséder que parce qu'il les a *hérités d'un ancêtre arboricole*.

XI. — *Caractères adaptatifs* du pied du *Diprotodon* :

1. Réduction du gros orteil à son métatarsien.
2. Régression du quatrième orteil et des phalanges du cinquième.
3. Hypertrophie du tarse et du cinquième métatarsien.

Ces caractères sont bien des *caractères adaptatifs*, car ils marquent une tendance à faire disparaître les caractères de l'*adaptation à la vie arboricole*, et le *Diprotodon*, n'étant pas un Marsupial arboricole, a dû les acquérir quand la souche dont il sort a quitté la vie arboricole pour retourner à la *vie terrestre*. Ils sont donc le résultat de cette nouvelle adaptation.

XII. — Ainsi, le *Diprotodon*, de même que tous les Marsupiaux actuels, provient d'*ancêtres arboricoles*. Sa structure confirme, dès lors, les conclusions de mon récent travail : *Les Ancêtres des Marsupiaux étaient-ils arboricoles ?*

XIII. — D'autre part, nous avons à distinguer, chez les Marsupiaux, *deux retours*, indépendants l'un de l'autre, à la *vie terrestre* :

1. Avant l'acquisition de la syndactylie : *Dasyuridæ*, *Epanorhithidæ*.
2. Après l'acquisition de la syndactylie, adaptation plus parfaite à la vie arboricole : *Macropodidæ*, *Phascotomyidæ*, *Peramelidæ*, *Notoryctidæ*.

XIV. — Le *Diprotodon*, par la nature de son pied, appartient au *deuxième retour*.

XV. — Et, maintenant, espérons que MM. STIRLING et ZIETZ nous apporteront bientôt la reconstitution du pied du *Thylacoleo* !

Elle ne peut manquer d'être extrêmement curieuse, et je ne doute pas que, là aussi, on retrouvera des traces d'une *vie arboricole antérieure*.

12 décembre 1899.

(1) L. DOLLO. *Les Ancêtres des Marsupiaux*, etc., p. 192.



RECHERCHES HISTOLOGIQUES SUR LA STRUCTURE DU TISSU OSSEUX DES POISSONS,

PAR

PIERRE STEPHAN,

Préparateur à l'École de Médecine de Marseille.

Planche I à VIII.

INTRODUCTION.

Depuis les premiers temps de l'emploi du microscope jusqu'aux recherches les plus récentes, beaucoup d'observateurs se sont attachés à l'étude du tissu osseux. A côté des histologistes, les chirurgiens et les pathologistes se sont occupés de sa constitution, à cause du grand intérêt qu'elle offrait dans la pratique médicale; les embryologistes ont porté une grande partie de leur attention sur le développement du squelette; les géologues eux-mêmes ont eu, dans un certain nombre de cas, à tenir compte de sa structure. Tous ces travaux ont poussé bien loin notre connaissance de la substance fondamentale et des cellules de ce tissu, comme aussi les notions que nous possédons sur ses différents modes de développement. Il aurait donc pu paraître un peu téméraire de faire encore porter nos recherches sur cet état d'évolution du tissu conjonctif. Bien que notre science soit toujours incomplète, le nombre des faits solidement établis est très grand et une description générale semblerait peut-être une œuvre bien impersonnelle. Mais nous nous sommes rappelé que l'anatomie comparée est un champ immense où il y a toujours une riche moisson à glaner. Les progrès journaliers de la technique histologique autorisent aussi

des interprétations nouvelles. Dans l'étude encore incomplète du tissu osseux des Vertébrés inférieurs, nous avons pensé pouvoir rencontrer des faits intéressants qui, sans modifier les résultats acquis par l'histologie classique, pourraient au moins les compléter et les généraliser.

La comparaison des tissus des différents animaux est à juste titre un des moyens employés par les histologistes pour élucider les questions obscures de structure organique des Vertébrés supérieurs. L'histologie comparée a pris dans la science une place dont l'importance ira en augmentant. Mais, il faut l'avouer, on se heurte dans cette étude à des difficultés plus grandes que dans l'anatomie des organes ; les formes et les rapports de ces derniers varient, mais avec régularité ; les tissus, au contraire passent les uns aux autres avec une facilité qui nous déconcerte. C'est pourquoi, si l'on veut aller plus loin que la description d'un certain nombre de types, si l'on veut procéder de la même façon qu'en anatomie comparée et chercher à exprimer les différentes étapes parcourues par ces tissus dans leur développement phylogénétique, on se trouve souvent embarrassé. Aussi l'étude de la descendance des tissus n'a-t-elle pas été abordée par un bien grand nombre d'observateurs et récemment KLAATSCH [90]* pouvait dire encore : « Die Durchführung » der Descendenz für die Gewebe, hat sich noch nicht Bahn » gebrochen ».

Les recherches des embryologistes aussi bien que celles des pathologistes nous apprennent avec quelle facilité les tissus peuvent se transformer. Livrée à ses seules forces, l'histologie comparée est encore trop peu avancée pour nous donner des renseignements satisfaisants sur les relations des organismes dont on étudie l'anatomie microscopique. Elle doit se reporter constamment aux données de la zoologie pure et de l'anatomie comparée. C'est seulement en s'appuyant sur ces bases que l'on pourra songer à reconstituer l'arbre généalogique de ces tissus. Que les relations établies par la morphologie soient confirmées par l'anatomie comparée, cela est nécessaire pour l'étude de cette dernière ; mais inversement, dans bien des cas, l'emploi du microscope pourra expliquer et compléter les résultats de la morphologie elle-même.

Les tissus qui constituent le squelette n'ont évidemment pas pour

l'organisme une importance fonctionnelle aussi grande que le système nerveux, l'épithélium des glandes sexuelles ou celui du tube digestif; mais ils se prêtent mieux que tous les autres à l'étude que nous voulons faire. Ils sont éminemment caractéristiques des Vertébrés. Aussi nos recherches sont-elles limitées à un embranchement unique, quoique très important du règne animal. Les tissus musculaires, nerveux, etc., se montrent dès les premières différenciations animales et les investigations devraient porter sur un nombre immense de types, ou rester bien incomplètes. Les tissus calcifiés sont au contraire beaucoup plus rares, et ceux que l'on rencontre chez les Invertébrés sont tellement différents des tissus osseux ou dentaires, que l'on ne peut songer à les rapprocher. PATTEN a bien décrit chez les *Limules* des formations ressemblant à des os dermiques [94]; mais leur signification est toute autre. De même qu'un squelette interne véritable est particulier aux Vertébrés et les caractérise, de même les tissus ossifiés qui constituent les diverses pièces de ce squelette se rencontrent uniquement dans ce groupe, et nous n'avons pas à nous occuper d'en chercher des exemples ailleurs.

Si l'étude du squelette est essentielle quand on le considère dans l'organisme des Vertébrés actuellement existant, son importance devient prépondérante quand nous nous reportons à la paléontologie. Les Vertébrés sont les animaux chez lesquels les parties susceptibles d'être conservées dans la fossilisation ont avec l'organisation de l'animal les rapports les plus étroits; le squelette d'un Vertébré reflète sa constitution intime d'une façon bien plus fidèle que la coquille d'un Mollusque ou le test d'un Oursin. Et, par une particularité intéressante, ces restes fossilisés peuvent n'être pas seulement de simples reliquats, donnant des renseignements purement morphologiques; souvent ils sont susceptibles de montrer des particularités très importantes de leur constitution histologique, peuvent même, si l'on en croit SCHAFER [105], présenter quelques caractères d'une façon plus manifeste encore, au point qu'ils permettent d'éclaircir certains détails de constitution difficile à distinguer dans les pièces fraîches. Les tissus ossifiés des Vertébrés sont donc les seuls tissus que l'on puisse étudier à l'état fossile. Il ne faut évidemment pas exagérer la portée de ce fait et penser que cette étude puisse être poussée bien loin, ou apporter des documents très nouveaux, et très différents de ceux que donne

l'étude des tissus vivants, mais elle nous permet de contrôler par la paléontologie les données de l'anatomie comparée et de l'embryologie, et ses renseignements ne sont pas à dédaigner.

Aperçu historique. — L'étude des tissus calcifiés des Poissons date de très loin; ce sont surtout les écailles de ces animaux qui attirèrent l'attention des micrographes: WILLIAMSON [49, 51] BAUDELLOT [73] décrivirent les particularités intéressantes qui se rencontrent dans ces organes chez un grand nombre d'espèces. QNECKETT donne des renseignements souvent importants et très précis dans le *Catalogue of the R. College of surgeons*; on y trouve indiquées des formations dermiques aussi bien que des formations du squelette interne; mais l'auteur n'a pas cherché à en dégager des idées très générales. OWEN [40], dans son *Odontography*, fit porter ses recherches sur un très grand nombre de dents de toutes sortes, dont beaucoup de fossiles; il indiqua l'importance que peut avoir l'étude microscopique aussi bien que morphologique de ces organes dans la connaissance des Vertébrés. Plus tard, KÖLLIKER, dans son vaste travail sur les os des Poissons [58, 59], apporta plus d'ordre dans ses découvertes, établit une différence bien tranchée entre les os qui renferment des cellules et ceux qui n'en contiennent pas, et décrivit dans le squelette interne de nombreuses apparences analogues à de l'ivoire; il montra tout l'intérêt de la question. Dans la suite, GEGENBAUR [72], HERTWIG [75] décrivirent les relations étroites qui existent entre les écailles et les dents d'un côté, et les os d'autre part.

Les travaux de TOMES [74, 78] de SIRENA [114] sur les dents des Poissons, augmentèrent notablement nos connaissances.

D'ailleurs un grand nombre d'auteurs s'occupèrent des tissus composant le squelette d'une façon accidentelle, à propos de son développement par exemple: tels furent WALTHER pour le crâne [82], GÖTTE [81], SCHEEL [93], GRASSI [81, 82] pour la colonne vertébrale; KÖSTLER [82] montra que, lorsque le squelette d'un poisson présente des hyperostoses, la structure de ces productions est celle des os normaux de ce poisson; d'autres étudièrent quelques cas particuliers, comme HARTING pour l'*Orthogoriscus*. Ces différentes œuvres sont trop nombreuses, trop indépendantes pour que nous puissions essayer d'en dégager une idée générale ou même en donner un historique; elles s'ignorent souvent les unes les autres,

et les études faites dans une direction ne semblent pas toujours profiter des progrès accomplis dans une autre branche. Nous devrions dès maintenant grouper ces travaux en autant de sections que nous serons obligés de le faire nous-même pour l'exposé de nos recherches; il nous semble donc plus logique de nous réserver d'en rappeler les résultats principaux au moment où ils auront un rapport plus direct avec les points dont nous traiterons.

Quelques auteurs seulement ont essayé d'entreprendre une étude générale sur les tissus calcifiés. BUSCH [81] émit un certain nombre d'aperçus philosophiques; mais il s'appuyait souvent sur des travaux trop anciens et bien incomplets. Nous devons signaler dans ces derniers temps le mémoire de KLAATSCH [90]; cet auteur se proposa de rassembler en un tout les connaissances, que l'on possédait et qu'il contribua à accroître, sur les *Hartsubstanzgewebe*; il tenta aussi d'en établir la phylogénie: pour lui, le premier tissu qui se développe est une formation épidermique, l'émail; la différenciation des autres tissus calcifiés, d'origine mésodermique, commence en contact avec cet émail et progresse de là vers les parties internes; la première ébauche de ces tissus est une substance calcifiée, homogène, sans aucune inclusion d'aucune sorte; avec la marche vers l'intérieur le tissu se complique en renfermant des prolongements cellulaires, des cellules entières, des faisceaux conjonctifs, des vaisseaux; de cette façon arrivent à se différencier toutes les variétés de tissus calcifiés. — RÖSE [97] essaya aussi une étude complète des tissus osseux et dentaires, mais il s'appliqua moins que l'auteur précédent à en donner une interprétation phylogénétique.

Objets des recherches. — Les recherches que nous avons entreprises devaient porter d'abord seulement sur les Téléostéens et demeurer beaucoup plus restreintes; mais nous nous sommes rendu compte de la difficulté de limiter ainsi notre étude sans courir le risque d'arriver à des résultats insuffisants. Ainsi nous nous sommes efforcés de faire rentrer dans le cadre de nos travaux le plus grand nombre possible de Vertébrés inférieurs, et nous avons examiné des représentants de tous les groupes que l'on désigne collectivement sous le nom de Poissons. Le nombre, déjà grand, des espèces qui nous ont servi est bien faible si l'on envisage l'ensemble des Poissons; mais nous nous sommes adressé aux types

les plus importants. Nous pensons qu'en multipliant les recherches, en ayant recours à une très grande quantité de ces animaux, on arriverait encore à rencontrer quelques faits nouveaux, à compléter certaines lacunes ; mais il faudrait alors procéder tout à fait au hasard, dépenser une somme considérable de travail pour rencontrer certaines formes particulières ; nous n'avons pas cru qu'il fût indispensable d'entreprendre une tâche aussi générale et dans laquelle nous nous serions heurté à des difficultés matérielles si grandes. Ce sera l'œuvre du temps plutôt que celle d'un observateur isolé.

La plupart des Poissons, sauf quelques genres tels que *Scomber*, *Clupea*, etc., dont les individus atteignent rapidement une taille à peu près définitive, peuvent être considérés comme ayant une croissance illimitée. Aussi les phénomènes de développement des organes, leur histogenèse, continuent-ils à s'accomplir pendant toute la durée de la vie. Les Poissons ne sont du reste pas les seuls dans ce cas, et KASTCHENSKO avait déjà attiré l'attention sur les avantages que cette particularité apporte à l'étude des os des Batraciens [81]. Il en résulte que, pour assister aux phénomènes de l'ossification chez les Poissons, nous n'aurons pas besoin en général de nous procurer des séries d'embryons ou de jeunes ; on peut se borner à prendre l'os d'un Poisson assez âgé, et l'on trouve à côté du tissu adulte des points où ce tissu est en voie de développement. C'est ce que nous avons fait la plupart du temps. Nous n'avons pas négligé de prendre des jeunes alevins et d'étudier la formation des os ; mais cette étude poussée très loin par de nombreux embryologistes, très utile pour le développement du squelette en lui-même, nous a donné seulement des renseignements restreints pour la première apparition du tissu osseux ; généralement cette étude n'a pas été très fructueuse.

Méthodes employées. — Au cours de nos travaux nous nous sommes servi de méthodes très variées, aussi bien dans le but de contrôler les résultats les uns par les autres que pour satisfaire aux exigences d'un sujet aussi varié. Pour les Poissons que nous pouvions avoir à l'état frais, nous avons employé comme fixateurs la liqueur de FLEMMING, de PERENYI, l'alcool, le formol à 10 % ordinaire ou en solution dans l'alcool au 1/3 picrique ; quant aux Poissons que nous avons dû faire venir de loin, nous avons été parfois obligé de

nous contenter d'exemplaires fixés en entier dans l'alcool et destinés plutôt à rentrer dans une collection zoologique qu'à se prêter aux recherches histologiques ; mais même dans ce cas nous avons pu trouver des faits intéressants.

Nous avons fait un grand nombre de préparations d'os non décalcifiés, montés dans le baume sec, afin de pouvoir étudier les corpuscules osseux et les canalicules de différentes sortes. La plupart du temps nous avons décalcifié soit avec la phloroglucine, soit avec l'alcool à 65° nitrique, soit avec la liqueur de PERENYI ou parfois avec l'acide picrique. Nos coupes étaient faites en général dans la celloïdine.

Nous avons coloré nos préparations par de nombreux réactifs. L'éosine hématoxylique de RENAUT nous a rendu de grands services ; beaucoup de couleurs d'aniline nous ont aussi servi ; les carmins nous ont été moins utiles. Pour colorer les parties protoplasmiques seules ou les isoler, nous avons employé la méthode de RENAUT, à la pyrosine et l'acide formique, et celle de ZACHARIADES avec la safranine suivie du traitement par la potasse à 40⁰/₀.

Nous avons entrepris nos recherches sur les indications de notre Maître, M. le Professeur E. JOURDAN. Il les a suivies avec sollicitude, nous aidant continuellement de ses conseils. Nous nous faisons un devoir de lui exprimer ici notre sincère reconnaissance.

Notre gratitude va également à ceux qui nous ont fait profiter des fruits de leur expérience, notre Maître, M. le Professeur MARION, par ses savantes leçons, notre distingué collègue le D^r HAGENMULLER, M. le D^r VIALLETON, doyen de la Faculté de Médecine de Montpellier, M. le Professeur JULIN, de Liège, par leurs précieux avis.

Nous ne saurions oublier aussi ceux qui nous ont mis à même de mener à bien notre étude en nous procurant des matériaux de travail : nos anciens Maîtres, M. le Professeur HECKEL qui nous a fait venir de nombreux exemplaires vivants de *Protopterus annectens* et M. le Professeur VASSEUR qui nous a donné des restes de *Lepidosteus Maximiliani* ; M. le Professeur DE ZOOGRAFF, de Moscou, qui nous a envoyé les pièces du squelette d'*Acipenser ruthenus* et de jeunes *A. stellatus* ; MM. les Professeurs BOULENGER et HOWES, de Londres, qui nous ont procuré des os d'*Amia* et de *Polypterus* ; M. A. HALLEY, qui nous a expédié de Colombo une

belle collection de *Plectognathes* ; M. LEITH, manager of the Oceana Company, de qui nous avons reçu un *Synodontis schal* du Zambèze.

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES SUR LES TISSUS SQUELETTIQUES.

Le squelette n'est constitué chez les Vertébrés supérieurs que de trois espèces de tissus caractéristiques : l'os, l'ivoire ou dentine, et l'émail. L'émail est une formation épidermique ; son mode de développement et sa signification le séparent bien nettement des deux autres et nous ne nous en occuperons pas. L'os et l'ivoire, d'origine mésodermique, constituent seuls les véritables tissus du squelette, tels que ceux que nous voulons étudier. Ces deux tissus, voisins l'un de l'autre par leur apparence physique et leur composition chimique présentent de nombreux rapports au point de vue du développement ; mais ils diffèrent beaucoup par leur structure histologique et il est impossible, chez les Vertébrés supérieurs, de les confondre ou de trouver des passages de l'un à l'autre. Mais, lorsque l'attention des observateurs se porta sur les différents groupes des Poissons, on put reconnaître que ces distinctions si tranchées disparaissaient et qu'il était possible de rencontrer, soit dans les dents, soit dans les os, des tissus participant à la fois des qualités de la dentine et de l'os. On découvrit ainsi que certains os peuvent être parcourus par des canalicules semblables à ceux de l'ivoire ; le tissu propre des dents pouvait se compliquer et passer insensiblement à un tissu qu'OWEN désigna, pour exprimer ses affinités, sous le nom d'ostéodentine. Il y avait ainsi une série d'intermédiaires entre ces différents tissus ; on découvrit aussi des dispositions nouvelles, s'écartant par leurs caractères à la fois de l'ivoire et de l'os dont ils ne possèdent pas les éléments caractéristiques. On put voir également qu'il n'y avait pas de règle pour la constitution des pièces du squelette suivant la partie de l'organisme où elles se trouvaient ; un os pouvait être constitué comme une écaille ou d'une façon différente, sans règle générale. Ainsi, à mesure que se multipliaient les différentes variétés de ces tissus on les voyait former dans leur ensemble une vaste famille bien déterminée, dont les parties constituantes multiples passaient des unes aux autres, et qui se laissaient très mal séparer en sections

distinctes. Pour désigner leur ensemble d'un seul mot, les allemands leur donnent le nom de *Hartsubstanzgeweben* ; nous pouvons les appeler *tissus squelettiques*.

Il suffit de parcourir les traités classiques d'Histologie pour voir la diversité des méthodes employées par les auteurs pour exposer la constitution du tissu osseux et son développement. On peut par cette irrégularité se rendre compte de la difficulté que l'on éprouve à trouver un plan rationnel de description. On comprend aisément que lorsque cette description doit porter, non sur un seul tissu bien déterminé, mais sur un vaste groupe dans lequel il est difficile d'établir des subdivisions, cette difficulté soit encore plus grande. Pour établir des espèces, dans cette grande famille, il faut se baser sur des caractères propres aux tissus eux-mêmes, puisque ni leur lieu de développement ni les organes qu'ils constituent n'établissent entre eux des distinctions nettes et bien tranchées ; et nous ne pourrions établir des caractères individuels qu'après avoir examiné la constitution même de ces tissus et la répartition des éléments qui entrent dans leur composition. Notre étude doit donc viser d'abord ces éléments, et afin d'apporter un peu d'ordre dans notre exposition, nous devons examiner successivement chacun d'eux, comme si nous avions à faire à un seul tissu, mais en indiquant les multiples particularités qu'ils présentent et la façon dont ils se montrent groupés.

Comme pour tous les tissus conjonctifs, nous devons distinguer une substance fondamentale et des éléments cellulaires. Nous étudierons d'abord la première, qui par sa calcification donne à ces tissus leur consistance caractéristique et leur permet de remplir leur fonction. Nous examinerons ensuite les rapports des cellules avec cette substance fondamentale. Puis nous envisagerons le développement dans ses différentes modalités et nous relèverons les particularités que les variations dans ce développement peuvent apporter dans la constitution définitive. Enfin nous chercherons à rassembler en un tout les connaissances que nous aurons acquises et nous nous demanderons s'il est possible de grouper ces tissus suivant un ordre rationnel.



CONSTITUTION DE LA SUBSTANCE FONDAMENTALE

L'étude de la substance fondamentale des tissus calcifiés est délicate ; si on veut l'étudier dans son intégrité, la difficulté d'en avoir des sections très minces est un grand obstacle ; si on la décalcifie sans de grandes précautions, les acides la gonflent, et ce gonflement en masque la structure ; aussi les opinions des auteurs sur sa constitution sont-elles souvent discordantes.

SHARPEY [67] montre le premier sur des os décalcifiés par l'acide nitrique une structure fibreuse de la substance fondamentale.

Après les recherches de RANVIER, sur les aspects que prennent les préparations de ces organes examinées à la lumière polarisée, VON EBNER écrivit que la substance fondamentale est constituée par des fibres qui se croisent perpendiculairement ou obliquement dans les lamelles superposées que RANVIER avait déjà fait voir [75] ; ce sont des fibres collagènes, brillantes, très fines qui s'unissent en faisceaux pour constituer les lamelles. Sur les coupes on voit les faisceaux courir parallèlement ou se croiser, puis s'anastomoser. Les fibres, faisceaux et lamelles sont noyés dans une substance cimentante seule chargée de sels calcaires. Les lamelles paraissent striées ou ponctuées suivant la direction qu'y ont les fibres. — RANVIER [73] se montre disposé à accepter les conclusions de VON EBNER, mais fait toutes ses réserves au sujet de leur nature collagène.

BRÆSIKE [87], après l'examen de coupes d'os décalcifié traité par l'acide osmique et l'acide oxalique, se rangea à l'opinion de VON EBNER. Il trouve les fibrilles moins fines que ne le dit cet auteur ; elles sont disposées de façons diverses. Il n'est pas correct de parler d'os lamelleux ou non, mais il vaut mieux dire : os à fibrilles disposées régulièrement ou irrégulièrement.

KÖLLIKER [84] distingue deux modes particuliers de constitution de la substance fondamentale : *lamellösse Knochensubstanz* et *grobfaserige Knochensubstanz*. La substance fondamentale est toujours constituée de fines fibrilles, diversement réunies en faisceaux. Il figure une lamelle prise à un humérus d'homme, dans laquelle on voit des fibres se croiser à angle droit. Cette lamelle présente un grand nombre de petites ouvertures qu'il sertent au

passage des canalicules. Il n'admet pas la présence d'une substance intersticielle ; les sels calcaires sont déposés dans les fibrilles ; les fibres qui en sont dépourvues sont les fibres de SHARPEY. Une polémique s'éleva entre lui et VON EBNER sur la question de savoir si les fibrilles étaient ou non calcifiées, mais chacun conserva son opinion [84, 87].

VAN DER STRICHT [89] admet aussi la présence de faisceaux fibrillaires dans toute la substance fondamentale ; ces faisceaux présentent des ramifications, lesquelles peuvent s'anastomoser en réseau ; généralement ces faisceaux ne pénètrent pas dans les systèmes de HAVERS ; quelquefois ils le font et peuvent arriver jusqu'au niveau du canal ; les systèmes de HAVERS sont formés de fibrilles plus fines disposés régulièrement. Les cellules sont disposées le plus souvent contre les faisceaux fibrillaires.

SHAFFER d'après ses recherches sur des os fossiles, admet la même structure que VON EBNER [89].

CZERMACK [88] considère la substance fondamentale comme formée de fibres, sauf pour certains os embryonnaires : les variétés à substance fondamentale homogène et globulaire.

MATCHINSKY reprit l'étude de cette question par l'imprégnation au nitrate d'argent [95]. Si on examine, d'après cette méthode une lamelle d'un système de HAVERS de face, on voit qu'elle est formée de fibrilles très fines qui se disposent en faisceaux de différentes épaisseurs, pouvant atteindre de 3μ à $3\mu 5$. Ces faisceaux se comportent de diverses façons : ils peuvent se croiser régulièrement, former des réseaux. Les lamelles ainsi formées ont une épaisseur sensiblement égale et sont nettement séparées, les faisceaux de deux lamelles voisines courant dans des directions perpendiculaires. Parfois il y a des échanges de faisceaux ou de fibrilles. D'autres fois toutes les fibres courent parallèlement. MATCHINSKY considère ces fibrilles comme calcifiées ; quant à l'existence d'un ciment inter fibrillaire, elle n'est pas démontrée mais elle est probable.

On voit donc qu'un grand nombre d'auteurs ont démontré, et par des procédés différents, la constitution fibrillaire de la substance fondamentale. En ce qui concerne les parties osseuses d'origine périostique, comme celle de la diaphyse d'un os long, nous ne pensons pas que personne ait jamais nié qu'elle soit formée de gros faisceaux de fibrilles ; il est du reste facile de s'en convaincre et il

suffit d'ouvrir un traité d'histologie pour voir qu'elle est classique. Aussi les recherches délicates dont nous avons parlé ont-elles porté surtout sur les formations médullaires ou les systèmes de HAVERS. Pour ces derniers, RENAUT également admet que la structure est encore la même, mais que les fibrilles sont beaucoup plus fines et moins individualisées en faisceaux parce que ces parties se développent dans un tissu conjonctif beaucoup moins différencié [98].

Malgré tous ces travaux, quelques opinions discordantes se firent jour. C'est ainsi que ZACHARIADÈS [89-91, 96], ayant décelé par son excellente méthode l'extraordinaire abondance des filaments protoplasmiques issus des cellules, crut pouvoir en conclure que l'apparence de fibrillation du tissu osseux était due à l'existence de ces filaments ainsi qu'à celle des fibres de SHARPEY. Pour PETRAROJA, la substance fondamentale serait aussi homogène [95].

Enfin comme opinion mixte nous devons citer celle de RÖSE [95] et de KLAATSCH [90], pour lesquels toutes les substances dures sont formées par un tissu homogène, pouvant englober des fibres conjonctives de différentes tailles. Le tout est calcifié.

En ce qui concerne les dents, VON EBNER avait montré que la structure est également fibrillaire. TOMES [98] se rallie à cette opinion. Les fibrilles sont ordinairement très fines, mais peuvent être très évidentes, comme dans les dents de *Merlucius*, par exemple. Il cite aussi les observations de MUMMERY sur l'état de la substance fondamentale dans la carie dentaire.

Les auteurs qui se sont occupés des os des Poissons ont mentionné des états divers dans la substance fondamentale. KÖLLIKER [84] dit que tantôt elle forme des masses homogènes, comme chez les Leptocéphales, tantôt elle a une structure fibreuse. — POUCHET [75], parlant de la *substance ostéoïde ou spiculaire*, indique qu'elle est tantôt hyaline et transparente, tantôt fibreuse, ou bien encore constituée de substance granuleuse. — SCHMIDT-MONNARD [83], indique la grande quantité de fibres qui sont renfermées dans l'os. La substance osseuse qui se développe en premier lieu est toujours homogène; partout ailleurs les fibres conjonctives, homogènes et brillantes, pénètrent dans l'os perpendiculairement à la surface d'ossification. Il leur donne le nom de fibres de SHARPEY. Elles sont particulièrement nombreuses dans les parties à la formation desquelles contribuent de fortes trainées fibreuses. L'accroissement en épaisseur des travées se fait par dépôt de lamelles de HAVERS,

qui se distinguent par l'absence de fibres et sont tout à fait homogènes. — GRASSI [84] dit aussi que le premier tissu des doubles cônes vertébraux est homogène ; chez l'adulte, la substance ostéoïde est formée de lamelles concentriques traversées de fibres radiaires, aplaties.

Ainsi que nous le verrons à propos de l'étude de l'ossification, les formations osseuses périostiques jouent chez les Poissons un rôle prépondérant, et le tissu qui correspond à des systèmes de HAVERS ou médullaires est beaucoup plus réduit. Aussi ne devons nous pas nous étonner que l'on ait déjà remarqué combien était général l'état de fibrosité des os de ces animaux. Mais si nous considérons *un système de HAVERS* nous verrons que la structure n'est pas sensiblement différente de celle d'un os de Mammifère ; la structure fibreuse est très difficile à mettre en évidence et elle est extrêmement fine ; nous n'avons pas employé les moyens spéciaux mis en pratique par BRÉSKE et MATCHINSKY, mais les cas où nous avons pu distinguer la fibrillation par les méthodes usuelles, nous autorisent à croire qu'elle existe toujours, mais d'une façon plus ou moins nette. Mais remarquons déjà, même ici, *une grande variété* ; car à côté de formations d'origine médullaire semblant presque homogènes, il en est d'autres, comme les parties endochondrales du maxillaire inférieur de *Tetrodon reticulatus*, où la constitution fibreuse *est très manifeste*.

En ce qui concerne la disposition lamellaire, qui est si caractéristique des systèmes de HAVERS des Mammifères, on peut rarement la distinguer chez les Poissons. Elle est nette dans certains os d'*Amia* et *Lepidosteus*. D'ordinaire, on voit bien une sorte de striation concentrique de la substance fondamentale, mais non un arrangement bien régulier.

Pour les parties osseuses d'origine périostique, la plus grande diversité se présente suivant la pièce du squelette que l'on considère, et l'espèce à laquelle cette pièce a été enlevée. Il nous a été possible dans presque tous les cas de mettre en évidence *la constitution fibreuse*, mais tous les états peuvent se rencontrer, depuis celui où l'on trouve de gros faisceaux, ordonnés d'une manière bien déterminée, jusqu'à ceux où il devient très difficile de distinguer les fibrilles et leur disposition. Nous devons du reste nous rappeler que les fibrilles conjonctives se comportent d'une façon éminemment variable suivant les espèces animales envisagées, au même âge et

dans le même organe. Dans des espèces très voisines, tantôt les fibrilles sont disposées en gros faisceaux bien distincts, tantôt l'individualisation de ces faisceaux ne se montre pas du tout. Nous trouverons une même variété dans la structure de la substance fondamentale du tissu osseux.

Nous porterons d'abord notre attention sur les cas où la disposition des faisceaux fibreux est le plus remarquable. A ce point de vue, le *double cône vertébral des Téléostéens* est tout à fait favorable. Constitué, ainsi que nous le verrons plus tard, par l'*ossification du ligament intervertébral*, qui doit maintenir solidement entre elles les différentes pièces de la colonne axiale et qui joue en même temps par rapport à la corde dorsale le rôle d'une sorte d'aponévrose de recouvrement, la possession de gros faisceaux semblait indiquée à priori. Effectivement, si l'on délamine à l'aide d'un scalpel une petite partie de ce double cône, on voit qu'elle est entièrement formée de *faisceaux fibrillaires qui se croisent à angle droit dans des plans successifs* (Pl. II, fig. 1). Mais, ainsi que nous l'avons déjà indiqué dans un précédent mémoire [98], les faisceaux longitudinaux n'ont pas une course absolument rectiligne; ils finissent par se recourber vers la corde, plus ou moins suivant les espèces et le résultat de cette disposition arciforme est d'établir une union entre les différents plans de lamelles superposées.

Dans les parties superficielles du squelette des Poissons nous trouvons une structure qui ressemble beaucoup à celle que nous venons de décrire. HERTWIG [74], KLAATSCH [20], ont montré la constitution de la pièce élargie ossifiée sur laquelle repose la partie saillante des écailles placoides des *Sélaciens* et qui leur sert de soutien, pièce désignée sous le nom de plaque basale, « *Basalplatte* ». Cette pièce, développée dans la partie supérieure du derme, n'en est qu'une partie ossifiée et en conserve la constitution aponévrotique. Elle est donc formée essentiellement de gros faisceaux fibrillaires horizontaux entrecroisés perpendiculairement dans les lamelles superposées, et de quelques faisceaux perpendiculaires à la surface, les « *durchbohrenden Bindegewebsbündel* », de HERTWIG, qui correspondent aux *fibres suturales* du derme des *Sélaciens*, décrites par RANVIER. — Les plaques osseuses qui forment les *écailles des Ganoïdes* ont la même structure dans leur substance fondamentale, ainsi que cela a déjà été indiqué par

HERTWIG et KLAATSCH. L'ensemble de leur revêtement représente en somme une aponévrose générale de recouvrement, ossifiée sous forme de plaques losangiques et dont les intervalles laissés libres constituent les « *Schuppenligamente* ». Mais toutes les parties, ossifiées ou non, ont la même signification, celle de fibres disposées en lamelles croisées, perpendiculairement dans des plans successifs.

Chez *Amia*, *Protopterus* et les *Téléostéens* à écailles cycloïdes ou cténoïdes, la *partie inférieure des écailles* est également formée d'un tissu aponévrotique d'une très grande netteté. Les faisceaux, très gros chez le Protoptère, décomposables en fibrilles, sont disposés en lamelles successives, dans lesquelles ils se croisent en direction perpendiculaire (Pl. III, fig. 6). On voit même, chez le Protoptère quelques fibres suturales. Mais comme toutes les écailles de ces animaux se recouvrent mutuellement à la façon des tuiles d'un toit, elles ne font pas, avec le tissu intermédiaire un ensemble aussi net que chez *Lepidosteus* ou *Polypterus*. Les faisceaux sont aussi plus individualisés, moins soudés en une masse osseuse compacte que chez les Ganoïdes osseux, aussi est-il plus facile de les dissocier avec des aiguilles, à la façon d'une lamelle fibreuse ordinaire.

Les plaques osseuses qui forment la *cuirasse des Lophobranches*, des *Triglides*, des *Acipensérîdes*, n'ont pas la même signification morphologique que les écailles dont nous venons de parler ; mais la structure de leur substance fondamentale est la même ; ce sont des lamelles fibreuses superposées, à fibrilles disposées en faisceaux généralement moins évidents que dans les écailles, souvent pourtant bien nets.

Les *apophyses vertébrales* de toutes sortes qui, dans les cloisons fibreuses intermusculaires se développent sous forme d'arêtes pour l'insertion des fibres des segments musculaires successifs, représentent un autre type de disposition des faisceaux fibrillaires. Si l'on dissocie l'une de ces aiguilles osseuses, on voit qu'elle est principalement formée d'une série de gros faisceaux fibrillaires parallèles à l'axe de la pièce (Pl. III, fig. 2). Ces faisceaux sont accolés les uns aux autres sur une grande partie de leur longueur ; mais de distance en distance ils sont écartés par des ouvertures allongées, en forme de boutonnières ; dans certaines parties, isolées avec succès, on voit des faisceaux présentant une direction perpendiculaire aux précédents s'insinuer entre eux au niveau de ces

boutonniers. Ces faisceaux perpendiculaires à l'axe de la pièce ont une disposition rayonnante, comme l'on peut s'en rendre compte sur les coupes transversales ; sur ces coupes on distingue aussi une disposition concentrique de la substance osseuse, mais non de véritables lamelles. Au centre de la pièce, on distingue un feutrage des faisceaux plus lâche et irrégulier ; les fibres rayonnantes arrivent en ce point, s'y mêlent et il est difficile de distinguer les parties constituant.

Quand on considère des *pièces osseuses formées de travées*, on reconnaît facilement à ces travées une constitution fibreuse, quoiqu'il soit difficile d'isoler les fibres par la dissociation, étant donnée l'architecture de l'os. La plupart des fibres sont parallèles à l'axe de la travée. Mais souvent aussi elles sont irrégulièrement entrecroisées, surtout au point de confluence de plusieurs travées. Enfin, parfois, toutes les fibres semblent disposées sans ordre aucun, comme autour de la *corne frontale* de *Chimæra monstrosa*, dans certaines parties de la plaque maxillaire de cet animal.

Les *aiguillons des nageoires* des Acanthopterygiens, Cyprinidés, Acipensérédés, ont une structure qui rappelle celle des arêtes ; la majeure partie des éléments ont une direction longitudinale ; on voit aussi des faisceaux fibrillaires rayonnant, mais moins nombreux que dans les aiguilles osseuses sur lesquelles s'insèrent des fibres musculaires, comme dans le squelette interne. En général aussi les faisceaux fibrillaires sont moins nettement individualisés, souvent même pas du tout.

Nous arrivons maintenant à des os dans lesquels les faisceaux ne sont plus nets ; on voit encore une structure fibrillaire très accusée ; mais on ne peut pas isoler facilement les éléments par la dissociation. Beaucoup d'*os du crâne*, chez la plupart des Poissons sont dans ce cas, sauf lorsqu'ils servent d'insertion à des pièces musculaires ; dans ce dernier cas, la structure fibreuse est encore très nette : par exemple dans le *supra-temporal* de *Protopterus* (Pl. III, fig. 1). Les os du crâne jouent surtout un rôle de protection, à la façon de boucliers ; ils sont reliés entre eux par des surfaces compliquées qui multiplient les points de contact et n'exigent par conséquent pas de ligaments très solides. Aussi les fibrilles sont-elles fines, souvent même difficiles à mettre en évidence.

Enfin, il est certains os, tels que l'*operculaire*, où il ne semble même pas y avoir de constitution fibrillaire manifeste. On parvient

acilement à les résoudre en lamelles; ces lamelles, vitreuses et homogènes, montrent, en outre des cellules, chez les Poissons qui en possèdent, un piqueté, formé par les traces de fibres suturales très nettes qui rattachent les lamelles entre elles.

La *partie superficielle des écailles des Téléostéens*, *Amia*, *Protopterus* est également formée d'une matière à peu près homogène, ou bien montrant à peine une légère fibrillation. Il en est de même souvent des écailles placôides et des dents, où la structure fibrillaire est très difficile à distinguer. Mais ces mêmes organes, peuvent chez certains Poissons acquérir une fibrosité évidente. C'est ainsi que les grosses écailles placôides qui forment les aiguillons de *Raja clavata* se montrent formées de fibres très faciles à voir; les dents de *Merluccius vulgaris*, de *Lophius*, sont aussi manifestement fibreuses; celles de *Chatodon* le sont également, mais là la calcification est très faible. Ces parties osseuses homogènes sont généralement assez fortement calcifiées, constituent des pièces compactes et très solides.

Il y en a quelques-unes comme la couche superficielle des écailles ganôides, celle de certaines écailles placôides, désignées par WILLIAMSON sous le nom de *Ganôïne*, où cette calcification est poussée à l'extrême, presque aussi loin que dans l'émail des Mammifères, au point que presque tout se dissout par la décalcification. Il ne saurait donc être question de parler de fibrilles dans ces organes.

Si nous considérons les régions où se forment ces os à texture homogène, nous voyons que ce sont des endroits où le tissu conjonctif est lâche, très peu différencié, souvent muqueux. En effet, la partie superficielle des écailles située à une faible distance de l'épiderme n'en est séparé que par quelques rangées de cellules presque sans fibres conjonctives. Les dents et les écailles placôides se forment tout à fait contre l'épiderme, et les papilles cellulaires qui leur donnent naissance sont encore des amas d'un tissu tout à fait embryonnaire. L'opercule ne joue qu'un rôle de protection, le repli cutané qui le constitue ne renferme pas de lames fibreuses très différenciées.

Dans les régions où une pièce osseuse à structure homogène est en continuité avec une partie très grossièrement fibreuse, le passage ne se fait pas brusquement de l'une à l'autre. C'est ainsi qu'au niveau de l'insertion des organes placôides sur leurs plaques basales,

on voit la fibrosité se montrer peu à peu ; la région superficielle de la plaque basale est finement fibrillaire ; vers l'intérieur elle passe au tissu à constitution aponévrotique, vers l'aiguillon elle devient homogène. La ganoïne des écailles de *Lepidosteus* passe à un tissu moins calcifié, puis on voit l'état fibrillaire apparaître peu à peu. Il y a donc un passage progressif de tous ces états les uns dans les autres, passage qui nous permet de conclure qu'en somme nous n'avons à faire qu'à des modalités différentes d'une même substance, qui tantôt est hautement différenciée en faisceaux bien nets, tantôt arrive à peine à manifester une structure fibrillaire.

Dans les premiers temps du développement du squelette osseux chez les alevins, la substance osseuse qui commence à se déposer, est, comme l'ont indiqué GRASSI, SCHMIDT-MONNARD, une matière homogène, vitreuse et brillante, sans fibres d'aucune sorte. Plus tard cette substance commence à se montrer fibrillaire, et dans les régions telles que le double cône vertébral, on arrive peu à peu, à mesure que l'animal se développe, à la structure grossièrement fibreuse de l'adulte. Les premiers débuts des écailles sont également représentés par l'apparition d'une délicate lamelle homogène au milieu d'une couche de cellules embryonnaires. — Il y a ainsi une concordance complète entre la substance osseuse qui se forme et la substance fondamentale du tissu conjonctif dans lequel s'accomplit l'ossification. Quand le tissu conjonctif est à un état embryonnaire, soit à cause du jeune âge de l'animal, soit à cause de sa situation dans le corps, le tissu osseux est, lui aussi, formé d'une substance fondamentale peu différenciée. Mais lorsque l'ossification a lieu dans une région fibreuse déjà très bien développée, on voit se former ce tissu osseux constitué de gros faisceaux, que nous avons décrit. Si l'on considère que dans le développement des systèmes de HAVERS la moelle qui occupe les canaux est à un état aussi embryonnaire et muqueux, nous pourrions assimiler ces systèmes à des parties restées à un état de développement très primitif. Et le phénomène qui remplace un os très grossièrement fibreux par un autre finement fibrillaire, c'est-à-dire une partie à éléments ossifiés quand il sont déjà bien différenciés, par une autre dont les éléments ossifiés ont atteint un stade peu avancé, ce phénomène indique une progression dans la précocité de l'ossification, qui arrête toute différenciation ultérieure de la substance fondamentale. C'est là une tendance de même nature que celle qui amène la

différenciation précoce des organes, dans le cours du développement embryologique, c'est-à-dire que ce qui a été appelé *accélération embryogénique*. On pourrait lui donner le nom d'*accélération histogénétique*.

Il semble permis également d'attribuer à un phénomène du même ordre la formation de cette première substance homogène, des très jeunes Poissons, et l'on peut penser que cet os embryonnaire est le résultat d'une accélération histogénétique, qu'il représente par conséquent bien une substance conjonctive ossifiée avant d'avoir atteint une certaine différenciation, et non une substance osseuse théorique, vierge, pour ainsi dire, qui ne deviendrait fibreuse qu'en renfermant les éléments du tissu conjonctif. Pour nous la substance fondamentale du tissu osseux des Poissons a exactement la même structure que celle du tissu conjonctif, mais que le tissu conjonctif à un moment quelconque de son évolution et sous une quelconque de ses formes.

La substance fondamentale du tissu osseux des Poissons *n'est donc pas fondamentalement différente de celle des Vertébrés supérieurs*. La plupart des auteurs admettent que chez les Mammifères et les Oiseaux la substance osseuse est une forme et une modification particulière du tissu fibreux; il en est de même chez les Poissons. Mais les modalités de cette substance osseuse chez les Vertébrés inférieurs sont *plus nombreuses qu'ailleurs*: nous ne trouvons pas, chez les Mammifères de véritables aponévroses ossifiées. Nous ne trouvons pas non plus chez l'adulte, de masses absolument homogènes et aussi fortement calcifiées que la ganoïne. Mais dans son essence la structure est absolument la même.



NATURE ET RÉPARTITION DES ÉLÉMENTS CELLULAIRES.

Nous connaissons maintenant la structure de la substance fondamentale des tissus calcifiés du squelette des Vertébrés, c'est-à-dire de la partie qui leur donne leurs principaux caractères physiques et leur raison d'être au point de vue physiologique ; nous avons vu que cette substance a partout, sinon le même aspect, au moins la même essence ; nous pouvons nous occuper des éléments plus vivants, mais aussi plus variables de ces tissus, c'est-à-dire des cellules et de leurs prolongements protoplasmiques.

Chez les Vertébrés supérieurs, dès les premiers temps de l'application du microscope aux études anatomiques, on reconnut l'existence générale, dans tous les os proprement dits, de corpuscules particuliers que l'on appela les corpuscules osseux. De même on vit que le tissu principal des dents, l'ivoire, était parcouru d'un nombre considérable de canalicules parallèles, rayonnant de la pulpe vers la périphérie : les canalicules de l'ivoire. Chacun de ces tissus était bien nettement caractérisé et localisé. Aujourd'hui encore, chez ces animaux, on ne connaît ni une autre disposition ni une autre variété de tissus squelettiques : nous ne pouvons citer comme exception que le fait signalé par HERTWIG que l'angulaire, le pterygoïde et le para-sphénoïde des *Urodèles*, sont formés d'un tissu conjonctif calcifié, ne renfermant pas de cellules.

Dès que l'on s'occupa d'effectuer chez les Vertébrés inférieurs, vivants ou fossiles, le même ordre de recherches, on s'aperçut que cette répartition des canalicules et des corpuscules n'était pas aussi absolue : c'est ainsi qu'OWEN décrivit sous le nom d'*ostéodentine* un tissu dans lequel les canalicules de l'ivoire pouvaient se mêler aux corpuscules osseux. WILLIAMSON [49] montra que, dans les os des *Ganoïdes*, on observe ce même mélange. METTENHEIMER [54] signala que, dans les os des *Tetragonurus Cuvieri*, le réseau calcifié qui les constitue ne renferme pas de corpuscules osseux. QUECKETT [55], décrivit aussi un certain nombre d'os de Poissons dépourvus de corpuscules ; tels sont les os de *Gadus morrhua*, *Zeus faber*, *Pleuronectes*, *Tetrapterus*. D'autres, sans renfermer davantage de corpuscules, sont caractérisés par la présence de canalicules branchus ; parmi eux : *Ephippus*, *Chaetodon*, *Sparus*,

Scurus, Erocetus, Fistularia. Enfin KÖLLIKER [58], d'après son étude qui porta sur un très grand nombre d'espèces, attira vivement l'attention sur cette absence de corpuscules, et divisa les Poissons en deux grands groupes, suivant qu'ils possèdent du tissu osseux véritable à corpuscules, ou seulement de la substance ostéoïde, avec ou sans canalicules.

Il suffit de ces données générales pour voir qu'il n'y a pas nécessairement une différence tranchée entre les os et les dents, et nous nous rendons compte que *les tissus calcifiés peuvent renfermer des corpuscules ou des canalicules, ensemble ou séparément, ou ne présenter ni l'un ni l'autre de ces éléments*. Nous pouvons donc envisager quatre cas et rien que quatre et nous allons les étudier successivement.

CORPUSCULES OSSEUX.

KÖLLIKER, résumant ses observations sur la présence ou l'absence des corpuscules osseux, fait remarquer que ces éléments sont limités aux groupes des *Ganoïdes*, *Sirénidés* et *Physostomes* ; dans ce dernier groupe même, beaucoup de familles en sont dépourvues. Celles chez lesquelles on les rencontre sont les *Siluridés*, à l'exception de *Trichomycterus*, les *Cyprinoïdes*, *Characini*, *Mormiri*, *Salmones*, *Clupeïni*, *Murænoïdei*, *Gymnotini*. Parmi les *Acanthoptérygiens* les genres *Thynnus* et *Auxis* seuls possèdent des corpuscules osseux.

Ces faits sont parfaitement exacts dans leur ensemble. Pourtant SCHMIDT-MONNARD [83] fait remarquer que l'on peut bien rencontrer quelques cellules isolées dans les os des autres espèces : c'est ainsi que l'on peut en trouver quelques-unes dans certains os d'*Esox lucius* ; on en rencontre également parfois chez *Perca fluviatilis*, *Lucioperca sandra*, *Cottus gobio*, *Gadus aeglefinus*, *Lotta vulgaris*.

Nous avons également pu rencontrer quelques corpuscules dans les os d'un certain nombre de *Téléostéens* qui en sont normalement dépourvus ; ils sont relativement abondants chez *Mullus surmuletus*, *Entelurus anguineus*, ils le sont davantage chez les *Tetrodontidés*, dans les portions osseuses assez épaisses. Mais souvent aussi on croirait voir un corpuscule alors qu'on n'est en présence que d'une très petite cavité médullaire renfermant trois, deux ou même une

seule cellule. Cela peut se voir par exemple chez *Merluçius*. Il y a de pareils canaux très étroits et de véritables corpuscules dans les plaques maxillaires de la Mole. En général ces corpuscules osseux isolés n'ont pas de prolongements ; chez les *Tetrodontidés* ils en ont parfois quelques-uns.

En ce qui concerne le contenu des corpuscules osseux, nous ne rappellerons que pour mémoire l'époque où l'on s'imaginait qu'ils étaient remplis d'un dépôt calcaire. C'est MEYER [48] qui le premier y vit des noyaux de cellules. Tous les histologistes qui étudièrent soigneusement des coupes d'os décalcifiés purent se convaincre qu'il en était bien ainsi. Mais longtemps on pensa que la cellule était une cellule plate, accolée à l'intérieur de la cavité du corpuscule. On resta surtout longtemps avant d'admettre que les cellules envoient dans l'intérieur des canalicules qui partent des corpuscules de fins prolongements qui s'anastomosent entre eux. A une époque toute récente, certains auteurs tels que RÖSE, s'appuyant sur les données d'une méthode aussi sujette à caution que les dépôts métalliques, prétendent que les canalicules osseux sont seulement des portions non calcifiées et chimiquement différenciées de la substance fondamentale, et que par conséquent les cellules osseuses sont des corps polyédriques dépourvus de longs prolongements ; cependant la plupart des auteurs sont d'accord pour admettre que les cellules sont réunies par des prolongements protoplasmiques, au moins à l'état jeune. Tels sont KÖLLIKER [82], BRÆSIKE [84], CHEVASSU [93] et RENAUT [89-91], ZACHARIADES [93], SHAFFER [81]. Pourtant, tandis que KÖLLIKER, RENAUT, ZACHARIADES pensent que ces filaments persistent toujours, BRÆSIKE, SHAFFER, croient plutôt qu'ils n'existent que dans le tissu jeune. Plus tard ces filaments s'atrophient et il ne reste qu'un dépôt granuleux discontinu à l'intérieur du canalicule.

Nous avons pu, en employant différentes méthodes, voir avec la plus grande netteté le réseau protoplasmique dans les os des Poissons. Le traitement par la potasse à 40 %, celui par l'éosine et l'acide formique, parfois la simple coloration à l'éosine hématoxylique ou même à la thionine et à d'autres couleurs d'aniline, nous ont permis de voir les prolongements cellulaires (Pl. III, fig. 3 et 4). Nous avons pu constater les très grandes différences dans la facilité de coloration suivant les espèces. Nous ne pouvons pas faire

ici la comparaison des différents Poissons à ce point de vue, parce que les différences de fixation et de décalcification jouent aussi un grand rôle, et influent profondément sur l'action ultérieure des réactifs. Nous pouvons faire remarquer qu'alors que, chez *Lepidosteus*, les prolongements cellulaires apparaissent par les méthodes ordinaires de coloration aux couleurs d'aniline, chez *Polypterus*, *Protopterus*, ce n'est qu'avec les plus grandes difficultés que l'on peut réussir à appliquer la méthode de ZACHARIADES. Nous n'avons pas pu les colorer par l'éosine et l'acide formique.

On n'a pas retiré de l'étude comparée des cellules osseuses des Poissons de résultats bien importants. QUECKET indique que chez *Thynnus*, *Salmo*, les corpuscules n'ont pas de canalicules; que chez *Polypterus* les canalicules sont tellement nombreux qu'ils masquent presque le corpuscule lui-même. — OWEN considérait les canalicules et les corpuscules comme une même sorte de choses, les « *plasmatic canals* » les corpuscules étant des dilatations des autres; aux canalicules ordinaires s'ajoutent parfois des dilatations partielles, comme chez *Belone*, *Sargus* [84]. KÖLLIKER [66], fait remarquer qu'il y a des différences dans la nature des cellules osseuses, qui peuvent être dans un cas de simples aiguilles, comme chez *Thynnus*, *Macrostoma*, ou richement branchues : Clupéidés. Dans les collections du *Royal College of surgeons* sont figurés des corpuscules osseux d'un *Salmo* sans canalicules.

Nous avons entrepris la comparaison des formes que nous offrent les corpuscules osseux dans un certain nombre d'espèces de Poissons et nous avons reproduit les principaux types que nous avons rencontrés. Si dans ces conditions nous commençons par l'étude d'un Poisson à système osseux aussi rudimentaire que *Protopterus annectens*, nous sommes immédiatement frappés par la taille énorme des cellules osseuses, par le nombre et la complication extraordinaire de leurs prolongements (Pl. I, fig. 1) : QUECKET [55] avait déjà fait remarquer, qu'à l'exception de ceux d'un grand Poisson fossile, figurés dans son *Catalogue*, les corpuscules osseux de *Lepidosiren* sont les plus volumineux que l'on connaisse. Ces prolongements sont énormes au point où ils s'attachent sur la cellule, puis ils se ramifient à l'infini. Ces ramifications ont lieu dans des plans différents, passent les unes au-dessus des autres; cependant elles semblent partir surtout en grand nombre de la périphérie de la cellule, être moins nombreuses sur ses faces.

Si nous comparons ces cellules osseuses de *Protopterus* à celles d'animaux plus rapprochés de ceux dont le tissu est classique, à des cellules de la voûte du crâne de *Triton taeniatus* (Pl. I, fig. 2), par exemple, nous voyons que, malgré la grandeur habituelle des éléments de cet animal, leur taille est beaucoup moindre que celle de *Protopterus*, les prolongements de la cellule sont beaucoup plus déliés, mais leur disposition dans l'espace est assez analogue, en ce sens qu'ils partent surtout de la périphérie de la cellule et se ramifient ensuite dans divers plans. Chez la Grenouille (Pl. I, fig. 3), dans la même région, les prolongements conservent mieux leur diamètre sur toute la longueur, se ramifient moins souvent, et en revanche partent plus nombreux de la cellule. Chez *Lacerta muralis* (Pl. I, fig. 4), ce caractère est encore poussé plus loin, mais les corpuscules osseux sont encore plus petits.

Si, au contraire, nous prenons une autre direction et nous portons du protoptère vers les ganoïdes osseux, nous trouvons des cellules encore assez grandes, avec de longs prolongements ramifiés. Mais aussi bien la longueur des cellules que la complication des prolongements, sont loin d'atteindre l'état que nous avons rencontré chez *Protopterus*. Ces prolongements partent du reste tous du bord de la cellule, et s'ils se ramifient dans des plans différents, ce n'est qu'à une certaine distance. Chez *Polypterus*, dans certaines parties telles que les écailles, on voit des cellules où le buisson formé par ce réseau est extrêmement touffu et masque la cellule elle-même, comme l'indiquait QUECKETT. Chez *Lepidosteus* (Pl. I, fig. 6), *Amia* (Pl. I, fig. 7), la taille de la cellule et la complication des prolongements diminuent encore; ils sont presque entièrement limités au plan de la cellule et n'envoient qu'exceptionnellement des ramifications au dehors de ce plan. Chez *Acipenser* (Pl. I, fig. 9, 10), ce caractère s'accroît encore.

Cette simplification des cellules et leur étalement dans un seul plan se retrouvent chez presque tous les *Physostomes* que nous avons étudiés. Il est facile de s'en rendre compte, soit que l'on isole les cellules par la potasse à 40 %, soit que l'on étudie les corpuscules osseux. Dans le premier cas, les cellules étant plus ou moins mobiles se présentent sous différents aspects; mais elles ont toujours une tendance à s'étaler horizontalement et l'on voit aisément que leurs prolongements ne partent que de la périphérie. Dans le second cas, l'examen d'une coupe longitudinale d'un os cylindrique et

plein, tel que le sont les côtes, les rayons branchiostèges de certains genres est particulièrement instructif (Pl. I, fig. 13). Si la section passe suffisamment suivant l'axe de l'organe, on voit, au centre, des cellules dont le corps est étalé, avec des prolongements répandus partout à sa périphérie (*a*, *b*) ; en se rapprochant du bord de l'os, le corps de la cellule se montre aminci transversalement (*c*), on ne voit dans toute leur longueur que les prolongements parallèles à l'axe de la côte, ce qui donne à la cellule un aspect allongé. Les prolongements latéraux se montrent réduits, en raccourci ; si on élève l'objectif, on peut les suivre d'un côté, si on l'abaisse on les suit de l'autre. Enfin, en se rapprochant encore du bord, on ne distingue plus du tout de prolongements latéraux et le corpuscule osseux vu par sa tranche présente un aspect fusiforme (*d*).

Nous devons pourtant mentionner une exception à la disposition que nous venons de décrire chez certains Siluridés. Chez *Synodontis schal* (Pl. I, fig. 14), dans des coupes de la carapace ou des rayons des nageoires, l'aspect rappelle absolument celui que l'on rencontre dans les canaux de Havers des Mammifères ; des deux faces du corpuscule partent un grand nombre de canalicules osseux, fins, parallèles entre eux, d'un diamètre régulier. Dans les points où la coupe n'est pas perpendiculaire aux plans des cellules, on voit, en outre des corpuscules osseux et de leurs prolongements, un très grand nombre de petits points noirs correspondant à des sections de canalicules.

La forme des cellules, leur degré de ramification varient énormément suivant les genres de Téléostéens ; les différences consistent surtout dans la grandeur des cellules, la longueur et l'épaisseur relatives des prolongements, leur abondance au départ de la cellule. Il semble qu'il serait fastidieux de s'arrêter longtemps à l'étude de ces diverses modifications et que l'on n'en pourrait pas tirer un grand enseignement. Je signalerai cependant que chez un Poisson de la famille des *Murénidés*, assez différencié puisqu'il est adapté à la vie des grandes profondeurs, le *Symenchelys* (Pl. I, fig. 17), les cellules présentent une certaine simplification, leur taille est minime, leurs prolongements réduits.

Chez certains Poissons de la famille des *Salmonidés*, *Salmo salar*, *Salmo fario* (Pl. I, fig. 20), *Coregonus oxyrinchus* (Pl. I, fig. 18), les cellules ne présentent en aucune façon les longs filaments protoplasmiques ramifiés que l'on trouve dans les autres groupes ;

elles peuvent se montrer plus ou moins épineuses, quand elles sont fusiformes leurs deux extrémités sont très allongées ; elles peuvent même être bizarrement contournées. Soit en examinant des corpuscules osseux sur des os montés dans le baume sec, soit en préparant les cellules avec l'éosine ou la potasse à 40 ‰, on ne peut signaler l'existence d'aucun prolongement cellulaire (Pl. III, fig. 5). Du reste le protoplasma de ces cellules se montre comme une lame mince, difficilement colorable, d'aspect pour ainsi dire desséché. Le noyau vésiculeux apparaît comme un cercle clair. Il est probable d'après cette structure que le rôle fonctionnel de ces cellules est très réduit.

Chez *Thynnus* (Pl. I, fig. 24), la plupart des cellules osseuses, comme cela a été figuré par KÖLLIKER [84] dans la sclérotique de ce Poisson, sont fusiformes, très allongées, extrêmement abondantes. Dans les lames verticales on peut cependant trouver des types qui s'écartent de cette forme allongée et présentent les aspects irrégulièrement découpés dont nous parlions chez les *Salmonidés*.

Si nous jetons maintenant un coup d'œil général sur les indications que nous venons de donner, nous constatons que c'est *chez les Poissons les plus généralisés, que la disposition se rapproche le plus de ce qu'elle est dans les autres groupes*. Dans les types plus spécialisés, ces cellules tendent de plus en plus à se réduire ; aplaties et comprimées entre les lamelles osseuses, elles sont étalées dans un plan ; les cellules contenues dans un même plan sont extrêmement éloignées les unes des autres, et si elles ont entre elles des rapports anastomotiques, ce que nous ne croyons pas pouvoir affirmer avec certitude, *elles ne sont pas reliées d'un plan à l'autre par des anastomoses transversales*. Ces cellules ne sont donc pas en état de se nourrir bien activement, et encore moins d'exercer sur le tissu où elles sont enfermées une influence bien grande. Cette action est certainement encore plus restreinte chez le *Symenchelys*, les *Salmonidés*, *Thynnus*. Le premier de ces Poissons est évidemment une forme bien spécialisée ; le groupe des *Salmonidés* apparaît très tard dans les couches géologiques ; enfin *Thynnus* est un *Acanthoptérygien*. Cette réduction des cellules correspond donc à une organisation plus différenciée des Poissons chez lesquels on la rencontre. *Une tendance semble indiquée, à s'éloigner de la constitution compliquée primitive pour arriver à des formes de plus en plus simples*. Nous reviendrons plus loin sur ces résultats

afin de tâcher d'en trouver une application dans l'interprétation de phénomènes du même genre.

Dans les formes que nous venons d'étudier, les cellules osseuses rappellent celles du tissu conjonctif lâche. Par la façon dont elles se laissent comprimer entre des plans de lamelles, elles font songer aux modifications que subissent les cellules dans les différentes formes du tissu fibreux. Nous allons voir un cas où elles revêtent une forme encore plus particulière, c'est l'écaille de *Protopterus annectens*.

Dans la couche superficielle, dure, homogène, des écailles des *Dipnoïques*, KÖLLIKER avait indiqué des ostéoplastes ; WIEDERSHEIM [90], GUNTHER [71] ne les ont pas revus ; KLAATSCH [80] les a retrouvés chez *Ceratodus*. Chez *Protopterus annectens* nous n'en avons pas rencontré. Dans la couche inférieure dont nous avons décrit la constitution fibreuse et que PANDER désigne sous le nom d'*Isopédine*, KLAATSCH mentionne des corpuscules osseux, sans dire s'il les a étudiés chez *Ceratodus* ou *Protopterus*. Chez ce dernier il nous semble difficile de parler réellement de corpuscules osseux, les faisceaux fibreux peuvent, sous l'influence de la dessiccation se rétracter légèrement et l'on pourrait confondre avec les corpuscules osseux ou leurs prolongements les espaces interfasciculaires. Par contre, après décalcification les cellules osseuses se voient facilement, et présentent des particularités intéressantes. Sur des coupes transversales, on voit, à cause de la constitution aponévrotique des séries de faisceaux, coupés transversalement et se présentant sous forme de petits cercles ponctués, alterner avec des trainées fibrillaires qui représentent les faisceaux coupés suivant leur longueur. Entre les lamelles fibreuses on voit des cellules (Pl. III fig. 6). Du côté qui correspond aux faisceaux coupés en travers, le noyau se montre légèrement déformé, présentant des échancrures peu prononcées imprimées par les faisceaux. Le corps cellulaire exagère ces caractères et s'insinue entre les faisceaux en fines fibres protoplasmiques. Si on traite une écaille entière par la méthode de ZACHARIADÉS, on isole de belles cellules plus ou moins rectangulaires, à crête d'empreinte (Pl. III, fig. 7). Des filaments protoplasmiques continuent souvent ces crêtes au moment où elles atteignent le bord de la cellule, réunissant parfois entre elles deux cellules voisines *a*. La structure de ces cellules concorde entièrement avec celles des aponévroses d'enveloppe, et complète l'identité entre les deux formations,

qui nous avait été déjà indiquée par la constitution des faisceaux fibrillaires.

Chez *Amia calva*, la couche inférieure de l'écaille est également formée d'Isopédine. Ainsi que l'indique KLAATSCH, il y a des cellules dans la partie supérieure de cette couche fibreuse; la partie inférieure en est dépourvue. Étudiées à sec, en tant que corpuscules osseux (Pl. I, fig. 24), elles ne peuvent pas nous renseigner suffisamment sur leur structure, pour la même raison qui nous masquait la constitution de celles de *Protopterus*. Par la méthode de ZACHARIADÈS, nous pouvons isoler des *cellules fusiformes, allongées*, dont les prolongements sont marqués *d'un certain nombre de points ou de traits plus foncés* (Pl. III, fig. 8, *a b*), placés de distance en distance. Sur le corps de la cellule, et correspondant à ces points nous voyons de petits traits foncés, parallèles, qui, en arrivant au bord, se continuent parfois en un très mince filament. Ces lignes ou ces points correspondent aux crêtes d'empreinte que nous avons décrites chez *Protopterus*, et il est intéressant de les voir se reproduire même sur de simples prolongements cellulaires. On voit aussi quelques cellules qui ne sont plus fusiformes, mais présentent plusieurs prolongements, ramifiés comme ceux des cellules de la zone externe, homogène de l'écaille, mais dont les prolongements présentent aussi des crêtes d'empreinte. Ces cellules sont plus superficielles que les cellules fusiformes, et établissent un terme de passage entre ces dernières et les cellules osseuses ordinaires de la couche homogène.

CANALICULES DENTAIRES.

De même que pour les corpuscules osseux, les premiers observateurs pensaient que les canalicules qui, dans l'ivoire des dents, rayonnent de la pulpe vers la périphérie, sont comblés par un dépôt de matière granuleuse calcaire. HENLE [66], MÜLLER, OWEN [40, 41], sont dans ce cas. C'est J. TOMES [53] qui découvrit que chacun de ces canalicules est occupé par une fibrille molle, en continuité avec une cellule de la surface de la pulpe. KÖLLIKER, WALDEYER, NEUMAN [63], confirmèrent que chacune des cellules formatrices de l'ivoire envoie à son intérieur un prolongement, contenu dans une sorte de fourreau, très hautement différencié au point de vue de sa résistance chimique, qui est connu sous le nom de gaine de NEUMAN. SANTI

SIRENA [74], C. TOMES [71], confirmèrent le fait pour les Reptiles et les Poissons.

D'autre part WILLIAMSON [49] avait donné en 1849 la description de la structure d'une écaille placoïde, qu'il avait désignée sous le nom de « *dermal tooth* », avec une cavité pulpaire portant de nombreux canalicules ramifiés qui ressemblent à ceux de la dentine des dents de *Sélaciens*. HUXLEY [75] confirma cette conformation. LEYDIG indique que la substance des écailles des *Requins* et des *Raies* est une modification du tissu dentaire.

HERTWIG [74] fut le premier à entreprendre une étude approfondie de ces productions dermiques. Comme les faits que nous avons observés concordent entièrement avec ceux qu'il cite, nous résumerons rapidement la description qu'il en donne. La partie essentielle, l'aiguillon, de l'écaille placoïde est traversée par des canaux plus ou moins gros qui partent d'une petite cavité, située à la base de l'écaille et remplie d'une masse conjonctive. De la cavité pulpaire centrale, un faible nombre seulement de gros canaux prennent leur origine, et quelques-uns aussi des petits. Le plus grand de ces canaux va constamment vers la pointe et remplit de ses branches latérales presque toute la masse homogène de l'aiguillon. Les canaux se ramifient, de sorte qu'à la périphérie ils se perdent en rameaux très fins. La pulpe est formée d'un tissu conjonctif riche en cellules et en vaisseaux; sa partie superficielle est couverte d'une couche cellulaire à disposition épithélioïde. La plupart de ces cellules n'envoient dans la dentine aucun prolongement. Ceux qui sont situés à l'ouverture du canal dirigé vers la pointe, montrent un état particulier, elles sont plus cylindriques, possèdent un gros noyau et, à leur extrémité périphérique, un long prolongement; elles envoient ces prolongements en un faisceau, dans le canal. Au commencement du canal, on voit quelques cellules isolées au milieu des fibres. Ces filaments protoplasmiques se partagent entre les différents canalicules. On distingue donc des cellules semblables à de véritables odontoblastes; d'autres semblent uniquement destinées à la formation de la dentine. HERTWIG tout en homologuant le tissu des écailles placoïdes à l'ivoire des dents, spécifiait que c'est « *ein eigenthümlich modificirtes Dentin* ».

Dans les boucles de *Raja clavata*, particulièrement à la partie basale, il est facile de voir la différence qui existe entre les cellules à prolongements protoplasmiques et celles qui ont servi

à l'édification de l'écaille (Pl. III, fig. 9 et 10) ; celles-ci, ayant achevé de remplir leur fonction, forment sur toute la surface de la cavité pulpaire une couche serrée de cellules aplaties, couche dont il est généralement difficile de distinguer les parties constituantes *cg*. Au contraire, les cellules à prolongement odontoblastique sont situées profondément dans la pulpe ; elles sont très allongées, perpendiculairement à la surface ; comme elles ne sont pas très abondantes et qu'elles ont une très grande affinité pour l'éosine et la pyrosine, elles ressortent avec une grande netteté *co* ; souvent ces cellules ont deux ou trois noyaux, ou même un plus grand nombre (Pl. III, fig. 9) ; elles sont du reste parfois tellement allongées et resserrées au milieu de leur longueur, que l'on ne saurait dire si l'on a deux cellules ou une seule. Elles peuvent s'anastomoser entre elles. Quelquefois elles offrent avec la paroi des vaisseaux des rapports remarquables (Pl. III, fig. 10), et cette particularité, ajoutée à leur forte coloration et à la multiplicité des noyaux, pourrait faire songer à établir une certaine analogie avec les *ostoclastes* ; mais l'absence de séries de coupes ne permet pas de se montrer plus affirmatif sur leur nature. Quoi qu'il en soit, il est bien certain qu'il y a, en l'état actuel, une différence tranchée entre les cellules formatrices de l'écaille et celles qui président à sa nutrition. Ces dernières, par leur éloignement de la substance fondamentale semblent être dans l'impossibilité d'avoir servi à sa formation.

Comme les Raies sont des *Sélaciens* bien différenciés, modifiés d'une façon spéciale, que nous avons à faire, dans leurs boucles à une adaptation particulière des organes placoides, cette grande différence entre les deux sortes de cellules n'est certainement pas un état plus primitif que celle moins grande que l'on observe chez les Squales ; comme, d'autre part, chez ceux-ci les débuts de l'ivoire se montrent comme une mince couche calcifiée, homogène, dépourvue au début de prolongements protoplasmiques, comme, aussi, la partie pulpaire et la partie canaliculaire passent de l'une à l'autre sans transition brusque, il semble que *cette formation de fibres protoplasmiques n'est qu'un état secondaire*, correspondant à une sorte de pénétration par la pulpe de la substance dure. L'état primitif de la dentine serait au contraire d'être dépourvu de tout élément protoplasmique à son intérieur. Mais comme les écailles placoides, avec la constitution que nous leur connaissons sont extrêmement anciennes, que nous les trouvons déjà parmi les

dépôts géologiques du silurien supérieur, que nous ne connaissons par conséquent aucune formation adulte plus simple qu'elles, que nous puissions considérer comme plus primitive, nous sommes obligés de conserver un doute sur la nature de cet état primitif, et, ainsi que le dit KLAATSCH, *de les admettre comme une formation donnée*, dont nous pouvons examiner les modifications, mais sur l'origine de laquelle il nous est difficile de nous prononcer.

L'ivoire des dents des *Téléostéens* ressemble souvent à celui des Vertébrés terrestres ; le revêtement odontoblastique de la pulpe est continu et chaque cellule envoie dans la dentine un ou deux prolongements de grandeur bien régulière, courant parallèlement les uns aux autres. C'est ici *une modification de l'état inférieur opposée à celle que nous avons trouvée chez Raja clavata*.... Alors que chez ce dernier poisson s'accroissait la différence entre les cellules sclérogènes et les cellules à prolongement protoplasmique, dans la dentine des Téléostéens, comme dans celle des Vertébrés supérieurs, toutes les cellules ont revêtu la double propriété de présider à la formation de la substance fondamentale et d'assurer sa nutrition grâce à une fibre protoplasmique.

La paroi externe des dents des Vertébrés, et les écailles placoides des Sélaciens ne sont pas les seuls endroits du squelette où l'on rencontre des prolongements cellulaires tels que ceux que nous venons de décrire. Les dents d'un certain nombre de Squales, tels que *Lamna* possèdent en outre de la couche externe de dentine ordinaire, une pulpe en grande partie ossifiée. Ce tissu osseux de la pulpe, de même que celui de la plaque basale, contient aussi des canalicules dentaires rayonnant autour des canaux pulpaux dans la substance fondamentale.

Il en est de même dans les travées osseuses qui parcourent l'intérieur des grandes plaques masticatrices de *Chimaera monstrosa* (fig. dans le texte 1, *tro.*). Mais cet organe mérite encore plus d'attirer notre attention par la constitution de ses parois. OWEN [40] considérait ces dents comme formées par de la vasodentine. HILGENDORF [86] indique que les travées qui constituent la masse de ces plaques ont la disposition de l'os de Poisson véritable ; quant aux parois de ces plaques, elles présentent par endroits des systèmes de canalicules branchus, mais qui manquent d'une surface limitante bien nette.

Les plaques masticatrices de *Chimæra monstrosa*. — Les deux parois, antérieure et postérieure, de chacune desquelles partent des travées qui vont s'anastomoser en réseau, s'amincissent vers la base, où elles présentent chacune un bord d'accroissement (fig. du texte, 1, *l.*). Examinons la structure fine de ce bord d'accroissement. La paroi qui devient très mince n'est pas calcifiée jusqu'au bout; l'extrémité en est à peine colorée. Elle est revêtue de plusieurs rangs de cellules scléroblastiques qui président à son élaboration. *Des filaments protoplasmiques partent des cellules et réunissent les deux couches opposées de scléroblastes* (Pl. III, fig. 11). Ces tractus protoplasmiques ne vont pas directement d'une



FIG. 1.— Coupe transversale du maxillaire inférieur de *Chimæra monstrosa*.— *Ch.* cartilage; *l.* lamelle formant la paroi antérieure; *tro.* travées osseuses; *pl.* Perl'schmure.

couche à l'autre, mais ils se ramifient et s'anastomosent, formant autour des fibres coupées en travers qui constituent la substance fondamentale un réseau à mailles arrondies, ressemblant par sa forme au réseau des prolongements cellulaires des tendons ou des os

fibreux. En remontant vers le sommet de la plaque masticatrice, la paroi osseuse s'épaissit, mais le réseau garde les mêmes rapports, seulement les filaments protoplasmiques, en pénétrant dans la substance fondamentale sont un peu plus épais. La calcification qui apparaît un peu plus haut ne change rien à cette disposition. Plus haut, nous voyons que les prolongements cellulaires, qui dépendent de la couche externe ne se sont pas sensiblement accrus. Au contraire, les prolongements des sclérobastes internes sont plus développés, d'une épaisseur notable à leur naissance ; ils prennent de plus en plus l'aspect et la valeur de prolongements odontoblastiques. En s'approchant encore plus du bord libre de la plaque, leur importance devient plus grande, ils finissent par devenir très épais, et même par former des faisceaux, comme dans les formations placoides des Sélaciens.

Il faut remarquer ce mode particulier de formation de fibres cellulaires, qui ne présentent point à leur début une extrémité libre à pointe perdue dans la dentine, comme cela est généralement le cas, mais qui sont d'abord de courts filaments d'union entre deux séries de sclérobastes ; puis, par atrophie de la couche externe, apparaît une constitution semblable à celle de la dentine ordinaire. On pourrait se demander si l'on n'est pas en présence d'un mode très primitif de formation d'un tissu calcifié, qui expliquerait la valeur morphologique de la dentine. De même que, dans le développement ontogénétique de *Chimæra*, la couche externe prend une valeur différente et le produit élaboré passe du mésoderme, au milieu duquel il s'est formé, à une situation superficielle, de même, dans le développement phylogénétique des Sélaciens, la dentine pourrait être apparue comme une formation intra-mésodermique.

Sans vouloir nous prononcer sur la signification morphologique des plaques masticatrices de *Chimæra monstrosa*, que les uns considèrent comme des dents soudées et les autres comme une formation osseuse, qui aurait pris la prédominance sur les dents elles-mêmes, nous devons considérer cet organe comme une formation bien spécialisée. Si du reste les *Holocéphales* sont sous bien des rapports des types d'une organisation très inférieure, sous d'autres ils sont très différenciés. Et en ce qui concerne les formations placoides, nous en rencontrons sur la corne frontale, les organes d'accouplement : ces formations sont parfaitement constituées en tant qu'écailles placoides et leur localisation en des

points si déterminés, indique évidemment qu'elles ont subi une régression. Il y a lieu de supposer que la plaque masticatrice a subi des modifications aussi importantes que les autres organes placoides, et ce serait une hypothèse toute gratuite que de prendre son mode de formation comme type précurseur des formations de dentine. Que le processus ait été le même, qu'il y ait eu une migration des organes externes de protection du mésoderme contre l'épiderme, c'est très possible ; mais nous n'avons pas le droit de le déduire de l'examen de la plaque maxillaire de la chimère, et en tout cas les deux phénomènes auraient été tout à fait indépendants.

COEXISTENCE DE CORPUSCULES OSSEUX ET DE CANALICULES DENTAIRES.

La question de l'existence, dans les os de certains Poissons, de fibres analogues à celles de la dentine, et pouvant établir entre eux et les formations dentaires une étroite analogie de structure histologique, a été depuis longtemps abordée par les anatomistes. QUECKETT avait déjà mentionné le fait chez *Fistularia*, *Sphyræna barracuda*, *Belone vulgaris*. KÖLLIKER [84, 53], confirmant ces observations les étend à de nombreux groupes, particulièrement aux *Plectognathes*, *Pharyngognathes*, *Sparidès*, *Squamipennes*, où cette structure est très développée, et à de nombreux autres Poissons, chez qui la formation est moins importante. Cette opinion resta répandue assez longtemps, mais SCHMIDT-MONNARD [83] expliqua l'apparence qui y avait donné lieu ; dans le squelette de *Esox*, *Perca*, *Lucioperca*, *Acerina*, *Cottus*, *Gadus*, *Lota*, il n'a pu constater la présence d'aucun canalicule dentaire, et en conclut que la croyance à leur présence provient d'une confusion avec les fibres de SHARPEY, dont la disposition, dans les coupes transversales de nageoires, ressemble étonnamment à la disposition de canalicules dentaires. Malgré cela, BUSCH [81, 79] admet que le tissu osseux des Poissons est traversé d'un nombre extraordinairement grand de canaux cylindriques assez larges. RÖSE [102] indique encore dans certains os du Brochet, tels que le vomer, l'existence d'une structure dentiniforme.

Il suffit, chez un grand nombre de Poissons, de faire des sections d'os non décalcifié et de les monter dans le baume sec, pour être

convaincu de la facilité avec laquelle on pourra confondre leur aspect avec celui des dents de la plupart des Vertébrés ; des sortes de canalicules partent quelquefois en abondance de la surface, et s'enfoncent plus ou moins normalement dans la substance fondamentale. Mais sur les coupes d'os décalcifiés, colorées par des réactifs capables de différencier le protoplasma des fibres conjonctives, comme l'éosine hémotoxylique, par exemple, on s'aperçoit facilement que les ostéoblastes, qui recouvrent la surface des pièces osseuses examinées, n'envoient nullement à leur intérieur de filaments comparables aux fibres de TÔMES. Par contre on voit parfaitement que l'image donnée par l'examen de la pièce sèche correspond à des séries de fibres conjonctives qui pénétrèrent radiairement dans l'os (Pl. II, fig. 3). Dans une côte, un rayon de nageoire, la majorité des fibres ossifiées ont une direction longitudinale ; elles sont croisées perpendiculairement par ces fibres radiales, qui ne sont pas calcifiées, ce qui indique leur coloration plus faible par le réactif employé ; ce fait explique aussi leur disparition dans les pièces montées à sec.

Mais si l'absence de fibres protoplasmiques est un fait définitivement établi pour la plupart des cas où l'on en décrivait autrefois chez les *Téléostéens*, il est pourtant certain que l'on peut, chez certains *Plectognathes*, mettre en évidence quelques fins prolongements cellulaires comparables à ceux qui existent dans les dents ; ils ne forment, du reste, qu'une minime partie de ce que l'on avait considéré comme canalicules dentaires dans les os de ces Poissons. Nous n'en avons trouvé que chez les *Tétrodon*tes, dans les régions où les travées osseuses présentent une épaisseur suffisante. En employant alors des colorations appropriées, on met nettement en évidence des cellules généralement un peu plus volumineuses que la couche des ostéoblastes au milieu de laquelle elles se trouvent. De ces cellules partent un (Pl. III, fig. 12) ou deux (Pl. III, fig. 13) filaments protoplasmiques, qui s'enfoncent assez loin dans la substance fondamentale, en présentant quelques modifications. Si l'on a coloré la substance fondamentale, on distingue nettement que le filament protoplasmique est bordé sur ses deux côtés d'une marge plus claire que le reste de l'os, et qui correspond au canalicule dans lequel il est contenu. Ces cellules à prolongement peuvent occuper un point quelconque de la bordure de la travée ; mais le plus souvent elles sont situées au fond des

petites encoches que présente ce bord, et s'y trouvent parfois réunies au nombre de deux ou trois. Dans certains cas, on peut voir une cellule osseuse fusiforme, allongée dans le même sens que la fibre, et dont le prolongement externe s'unit à une branche de cette fibre (Pl. III, fig. 14).

Os des Ganoïdes osseux. — Nous avons ainsi ramené à des proportions très réduites les formations à aspect d'odontoblastes des os des Téléostéens. Pour les Ganoïdes, nous devons au contraire en relever l'importance. C'était un fait connu depuis WILLIAMSON [49] que les écailles et les os du crâne des ganoïdes renferment des canalicules semblables à ceux des dents. KÖLLIKER décrit aussi une constitution analogue. Mais comme ces auteurs s'étaient abusés sur la signification de pareils canalicules chez les Téléostéens, leur simple constatation ne pouvait pas être considérée comme suffisante pour établir leur homologie avec des dents. — HERTWIG [79] reconnut aussi l'existence de ces tubes dans les écailles de ces Poissons, où ils sont plus grands à la face inférieure qu'à la face supérieure, et se divisent en tubes plus fins à leur extrémité. Sur les coupes sèches ils se remplissent d'air ; sur les coupes décalcifiées, ils sont remplis en partie par une substance granuleuse ; à leur embouchure se trouve une cellule ; il faut admettre que ce sont des tubes de dentine et l'écaille possède ainsi des caractères doubles. — KLAATSCH [90] vit aussi ces canaux et les odontoblastes situés à leur entrée, et dans certains cas trouva des cellules à leur intérieur, ce qui le fait hésiter à les considérer comme de véritables canalicules dentaires ; mais il ne croit pas qu'il y en ait dans les vertèbres. — Pour NICKERSON [88], KLAATSCH s'est trompé en décrivant des cellules à l'intérieur des tubes ; elles sont seulement près de sa surface. Au niveau de l'ouverture de chacun des canaux se trouve une grosse cellule. Quant au terme d'odontoblastes, employé par HERTWIG, il est peut-être mal choisi, puisque le propre de la dentine est de ne pas renfermer de cellules. Chaque canalicule est entouré d'une gaine.

Nous avons trouvé que les écailles de *Polypterus* renferment un assez grand nombre de canalicules dentaires, partant principalement des canaux vascularisés qui parcourent leur intérieur. Du même canal médullaire on voit partir des canalicules de toutes les

dimensions, les uns très petits, les autres encore extrêmement longs et ramifiés (Pl. I, fig. 22). Par contre les autres os de cet animal ne nous ont pas semblé renfermer de pareils canalicules.

Ces derniers sont au contraire très abondamment répandus dans les os de *Lepidosteus* et *Amia* (Pl. II, fig. 4). Les vertèbres aussi bien que les os superficiels, les formations haversiennes édifiées à la place d'os déjà formé ou de cartilage, aussi bien que l'os provenant directement de l'ossification périostique, *toutes ces parties sont traversées par de nombreux canalicules, occupés, comme ceux des dents, par une fibre protoplasmique issue d'une cellule située à leur embouchure.* Par une simple coloration à l'éosine hématoxylique, on peut parfaitement voir les fibres protoplasmiques contenues à l'intérieur de ces canalicules. On en voit les fines ramifications par l'éosine et l'acide formique, ou la potasse à 40 % (Pl. III, fig. 15-17, Pl. IV, fig. 1).

Chez *Lepidosteus* et *Amia* ces fibres protoplasmiques ne se présentent pas avec les mêmes caractères. Chez le premier elles sont généralement d'une largeur assez uniforme sur toute leur longueur, qui est considérable. Leur direction est plutôt régulière. Elles ne sont guère ramifiées qu'à leur extrémité quoiqu'elles puissent présenter quelques branches sur tous les points de leur trajet (Pl. IV, fig. 1). Leur épaisseur est réellement très grande, là où elles sont bien développées, elle est en moyenne de 4 μ , avec de faibles variations; quant à leur longueur, nous en avons mesuré de 50 centièmes de millimètre. Pour nous faire une idée de la grandeur que représentent ces mesures, nous pouvons dire que les cellules osseuses, au niveau de leur noyau mesurent environ 5 μ , épaisseur à peine plus grande que celle des canalicules. Dans les couches osseuses d'une faible largeur, comme les petits systèmes de Havers des vertèbres, la taille des fibres protoplasmiques est parfois minime, ce qui explique pourquoi KLAATSCH dit qu'il ne paraît pas y en avoir. La cellule, qui occupe l'entrée des canalicules et y envoie un prolongement, est arrondie, volumineuse, fait saillie au milieu des cellules qui recouvrent la surface de la pièce osseuse. Elles renferment la plupart du temps un seul noyau mais parfois deux ou trois (Pl. III, fig. 17).

Chez *Amia*, contrairement à *Lepidosteus*, nous avons une grande diversité dans la taille des canalicules et de leur contenu. L'épaisseur varie d'une fraction de μ jusqu'à 6 μ ; le développement

en longueur est aussi très variable; leur direction est plus capricieuse que chez le précédent. Ils ne conservent pas cet aspect cylindrique manifesté chez *Lepidosteus*; les branches qu'ils envoient, présentent les mêmes caractères de variabilité. Souvent la fibre présente des sortes de crêtes d'empreinte au niveau desquelles partent de fins filaments. L'ensemble des ramifications est plus important que chez *Lepidosteus* (Pl. III, fig. 15 et 16).

Comment devons-nous interpréter ces prolongements cellulaires si particuliers? Nous avons vu que chez *Amia* leurs dimensions varient énormément; on n'observe aucune régularité. Au contraire, dans les dents les fibres protoplasmiques sont remarquablement régulières en largeur et en longueur; de plus leur épaisseur est à peine d'1 μ , tandis que les fibres des autres pièces du squelette, atteignent parfois, nous l'avons vu, 4 et 6 μ . Cette diversité, le fait que quelques-unes seulement des cellules envoient des prolongements dans la substance fondamentale, établissent une différence avec la structure des dents.

Le protoplasma qui constitue ces fibres se colore vivement en rouge brique par l'éosine. Il a alors un aspect assez homogène, un peu gras, opaque. Il n'y a généralement pas autre chose dans les canalicules que ce protoplasma. Pourtant dans certains cas, dans des fibres plus larges on trouve des noyaux très nettement contenus à leur intérieur. Il n'est pas possible d'admettre une explication comme celle de NICKERSON, d'après lequel ces noyaux appartiendraient à des cellules situées à la surface du canalicule. Ils sont un peu allongés suivant la direction de la fibre, alors que toutes les cellules osseuses ont au contraire une direction transversale (Pl. III, fig. 16 e). On voit parfois des fibres protoplasmiques très minces au moment où elles rentrent dans la substance fondamentale et qui s'élargissent beaucoup un peu plus loin, devenant ainsi longues et ramifiées; d'autres fois cet élargissement se fait encore, après un court trajet d'une fibre très mince, mais la partie ainsi élargie est courte, présentant des ramifications à sa périphérie. Enfin on voit parfois simplement une cellule nucléée, allongée perpendiculairement à la surface d'ossification (Pl. III, fig. 16 d). On observe donc toutes sortes d'intermédiaires entre les grosses fibres protoplasmiques, et des cellules ainsi disposées. Ces cellules ont de la sorte une disposition entièrement différente des cellules osseuses ordinaires (Pl. III, fig. 15 et Pl. IV, fig. 1); c'est pourquoi, même s'il est vrai

qu'il n'y a que des différences de plus ou de moins entre elles et les fibres, on est toujours en présence de formations spéciales, difficiles à expliquer. Mais en ne s'en tenant qu'aux faits, on constate qu'un résultat de cette disposition est d'établir une circulation nutritive complémentaire de celle des cellules. Si l'on considère les Ganoïdes seuls, en opposition avec les Vertébrés supérieurs, on voit qu'au point de vue fonctionnel ces fibres, traversant perpendiculairement les lamelles, jouent le même rôle que les nombreux canalicules osseux qui partent des deux faces d'une cellule de Mammifère. L'ensemble de la circulation est assuré dans un cas par un seul système de cellules, dans l'autre par deux systèmes d'éléments, qui se complètent mutuellement. Mais nous savons que cette formation de fibres chez les *Ganoïdes* est un fait isolé; les *Physostomes*, ont également leurs cellules osseuses étalées dans des plans parallèles à la surface, plus rigoureusement encore que les *Ganoïdes*; pourtant il n'y a ni canalicules osseux ni système de fibre protoplasmiques. Aussi l'influence nutritive de ces dernières n'est-elle peut-être pas indispensable, et nous ne sommes pas autorisés à dire que ce soit là la signification véritable de ces formations.

Nous avons vu que chez *Lepidosteus* les ramifications forment un bouquet de petites branches au sommet de la fibre. D'autre part, il n'est pas fréquent de voir un pareil prolongement cellulaire passer d'un système de HAYERS à un autre ou d'un système périostique à un système de HAYERS. On distingue même les interruptions absolument nettes au niveau des lignes de séparation. Ces deux faits nous indiquent qu'en général ces fibres ne pénètrent pas dans la substance fondamentale par une végétation, et que l'accroissement en longueur doit se faire comme dans la dentine ordinaire au niveau du corps cellulaire. Les exceptions à cette règle, plus fréquentes chez *Amia*, montrent l'existence de propriétés végétatives dans certains cas.

Les *Acipensérîdés*, qui sont certainement inférieurs pour l'ensemble de la constitution du squelette aux *Ganoïdes osseux* ne possèdent pas trace, dans leurs os, de canalicules analogues à ceux de ces derniers. Les *Dipnoïques* qui ont aussi un système osseux si rudimentaire ne contiennent dans leurs os que des cellules. Nous ne pouvons donc pas songer à regarder les fibres protoplasmiques des os des *Ganoïdes* comme des formations primitives, mais bien plutôt comme des éléments acquis d'une façon secondaire.

Les dents d'*Amia*. — Il existe ailleurs que dans les os proprement dits, simultanément des fibres protoplasmiques et des cellules osseuses. Ce sont les dents d'*Amia calva*. Nous n'avons trouvé ce fait indiqué nulle part, et pourtant la structure de ces organes en fait un type particulier de formations dentaires. Leur forme est très simple, avec une pulpe volumineuse et une paroi peu épaisse, sans plissements ni canaux vasculaires d'aucune sorte. Nous reviendrons plus loin sur la partie tout à fait externe, qui ne renferme pas d'éléments vivants. Plus en dedans on rencontre des canalicules dentaires nombreux, réguliers, fins, d'une épaisseur inférieure à $1\ \mu$; ils arrivent jusqu'à la paroi interne où il est difficile de distinguer les différents odontoblastes dont ils proviennent. Dans la partie interne de cette région parcourue par les fibres dentaires, on rencontre de belles cellules osseuses étendues parallèlement à la surface de la dentine; elles présentent à chacune de leurs extrémités un ou deux prolongements (Pl. iv, fig. 2). Sur des coupes traitées par la potasse à 40 %, elles s'étalent dans le champ du microscope suivant leur plus large surface, et l'on voit qu'elles portent des prolongements à leur périphérie; elles ne diffèrent donc pas des autres cellules osseuses du squelette, si ce n'est qu'elles sont peut-être un peu moins aplaties. Les plus petites dents que l'on rencontre dans une section de la mâchoire ont une structure normale, sans cellules osseuses, ce qui nous explique que la partie externe des dents adultes en est généralement dépourvue. Il est donc bien évident *que ces cellules sont d'une acquisition secondaire*. Elles représentent un perfectionnement dans les moyens de nutrition de la substance de la dent, et non pas un état primitif.

Nous observons donc chez *Amia calva* un remarquable phénomène de convergence dans la constitution histologique du squelette. Le tissu osseux y a acquis des fibres analogues à celles de la dentine; à la dentine vraie, se sont ajoutées des cellules osseuses, et ainsi se montre une ressemblance très grande entre deux parties douées primitivement d'une constitution différente.

ABSENCE DES ÉLÉMENTS CELLULAIRES.

Nous arrivons maintenant au dernier cas qui se puisse présenter dans la constitution des os: la substance fondamentale ne renferme ni cellules ni prolongements cellulaires. C'est le cas, ainsi que l'a

montré KÖLLIKER [58] pour les *Plectognathes*, *Lophobranchies*, *Pharyngognathes*, *Anacanthines*, tous les *Acanthoptérygiens* sauf *Thynnus*, et les familles de *Physostomes* : *Cyprinodontes*, *Esocés*, *Galaxie*, *Scopelini*, *Chauliodontida*, *Heteropygii*, *Symbbranchi*, et le genre *Trichomycterus*. La grande majorité des espèces de *Téléostéens* est comprise dans ce groupe.

KÖLLIKER désigna ce tissu osseux particulier sous le nom de *substance ostéoïde*. Cette expression d'*ostéoïde* pourrait prêter à quelque confusion, à cause de l'abus que l'on en a fait. C'est ainsi que RANVIER donne ce nom, dans les os longs en voie d'ossification, à la partie du cartilage calcifié située immédiatement au-dessus du dépôt osseux. VIRCHOW applique la même dénomination au tissu que l'on trouve dans certaines tumeurs malignes du tissu osseux, qui se forment au-dessous du périoste chez les rachitiques. Mais nous pensons qu'en raison de l'ancienneté de la définition de KÖLLIKER on doit réserver ce nom de *tissu ostéoïde* à celui des os sans cellules des Poissons.

Nous avons vu que pour KÖLLIKER le tissu ostéoïde pouvait être parcouru par des canalicules. Pour POUCHET [75] qui le désignait aussi sous le nom de *substance spiculaire*, tantôt il est hyalin et transparent, tantôt il renferme des parties qui semblent être des noyaux atrophies du tissu générateur. GRASSI décrivait le tissu osseux du Brochet comme uniforme et sans canalicules.

À l'étude de cette substance ostéoïde se rattache une question importante : ou bien elle représente la continuation d'un état primitif ou bien c'est une structure secondairement acquise. — KÖLLIKER admettait que la substance ostéoïde est plus primitive, à la fois à cause de l'absence des cellules, qui, d'après lui, est un signe d'infériorité, et à cause des groupes de Poissons où l'on trouve des cellules osseuses, groupes qu'il considère comme mieux organisés et plus élevés dans la série des Poissons. — KLAATSCH [90] est d'une opinion contraire ; la substance ostéoïde dériverait plutôt du tissu osseux possédant des cellules ; les *Acanthoptérygiens* sont plus évolués que les *Physostomes*. Il trouve surtout un fondement à son opinion dans l'écaille. Jamais les écailles des *Acanthoptérygiens* n'ont de cellules dans leur couche externe ; cet état se retrouve dans les *Physostomes* les mieux spécialisés : *Chaetossus*, *Clupea harengus*, tandis que les formes les plus inférieures en possèdent. Il y a aussi des types intermédiaires dans

l'intérieur du squelette; par exemple *Esox*, que KÖLLIKER range dans les formes sans cellules en renferme quelques-unes, et il se rapproche tant des autres *Physostomes* que l'on ne peut considérer son état comme plus primitif.

L'étude des restes géologiques des Poissons ne peut pas nous renseigner suffisamment sur ce point. Dans le Crétacé, où apparaissent les premiers *Téléostéens*, des *Acanthoptérygiens* bien différenciés se trouvent à côté des *Physostomes* et des *Plectognathes*. — Mais en étudiant les cellules osseuses, nous avons fait remarquer la réduction progressive qu'elles subissent, à mesure que l'on approche de groupes plus modernes et mieux spécialisés. Il est logique de penser que *le défaut de cellules osseuses est le résultat de la même tendance générale qui amenait leur atrophie chez les Salmonidés*.

Ainsi que l'indiquait KLAATSCH, il est nécessaire, pour comprendre la structure des os sans cellules, de se rappeler quelques particularités microscopiques. Les os formés de substance ostéoïde sont beaucoup plus grêles que les autres; ils sont formés de travées plus délicates, leur permettant d'avoir avec une fermeté aussi grande, un poids moins considérable que ceux des *Physostomes*. Or, nous le verrons plus tard, ces lamelles sont le résultat d'une évolution particulière dans le développement, et ces lamelles, d'une grande minceur, sont facilement accessibles aux actions nutritives des masses conjonctives de la moelle, et la présence de cellules dans leur intérieur ne semble pas être d'une grande utilité. Il n'est donc pas étonnant qu'elles aient disparu au cours de l'évolution.

Nous avons vu que la partie superficielle de *la couche d'Isopédine des écailles d'Amia* renferme des cellules osseuses particulières à crêtes d'empreinte. KLAATSCH avait déjà montré que la partie profonde de cette couche est dépourvue de toute cellule, comme il en est du reste aussi pour toute la couche fibreuse des écailles de *Téléostéens*. Pour KLAATSCH, la présence de cellules dans la partie superficielle du tissu sclérosé et leur disparition dans la région inférieure montrent que leur absence chez les *Téléostéens* est un fait secondairement acquis.

Nous partageons entièrement l'avis de KLAATSCH. De plus le

changement de forme que nous avons décrit à ces cellules, qui, ramifiées dans la partie superficielle, deviennent fusiformes plus bas, nous indique des étapes dans la marche de cette disparition. La compression par les faisceaux, des cellules et de leurs prolongements, compression qui amène la production des crêtes d'empreinte, nous confirme encore dans notre opinion en nous faisant comprendre le mécanisme qui s'oppose au développement cellulaire.

Il est de toute évidence que l'écaille d'*Amia* reproduit au cours de son évolution un état analogue à celui qui persiste pendant toute la vie chez *Protopterus*, état où toute la couche inférieure est pourvue de cellules. Chez les Téléostéens, au contraire, plus différenciés, il n'y a pas du tout de cellules dans la couche fibreuse de l'écaille. Il est certain que nous avons à faire là à une disposition acquise secondairement. Et puisqu'il est ainsi encore démontré qu'il y a chez les Poissons une tendance des cellules osseuses à disparaître, nous devons penser que la substance ostéoïde provient phylogénétiquement d'un os primitif qui a perdu ses cellules.

Chez les *Sélaciens*, les *plaques basales des dents et des écailles placœïdes* sont également dépourvues de tout élément protoplasmique. Le passage de la dentine primitive, qui forme l'aiguillon de ces organes, au tissu basilaire est progressif en ce qui concerne les prolongements cellulaires comme nous avons vu qu'il l'est pour la structure de la substance fondamentale. Quelques rameaux protoplasmiques rayonnent de la pulpe ou des canaux médullaires qui relie cette pulpe au tissu conjonctif environnant. Mais ailleurs, dans la plus grande partie de la plaque basale, il n'y a ni fibres ni cellules. La question de savoir si cette substance a la signification d'une disposition primitive ou d'une adaptation secondaire serait très importante à élucider; mais de même que pour la dentine des aiguillons, nous manquons de matériaux; nous ne pouvons pas trouver un état inférieur à celui qui nous est donné. Cependant, par analogie avec ce qui s'est passé pour la substance ostéoïde, nous supposons que le tissu de la plaque basale n'est peut-être pas une disposition primitive, que c'est aussi un tissu dépourvu de cellules par disparition. Le phénomène est du même ordre que celui qui s'est passé chez les Téléostéens, mais beaucoup plus ancien, et les

deux processus sont absolument indépendants l'un de l'autre à ce point de vue.

La *couche superficielle des écailles des Ganoïdes, la ganoïne*, dont nous avons indiqué la structure homogène, si calcifiée, est dépourvue de cellules et de prolongements cellulaires. Cette couche de ganoïne apparaît tard ; NICKERSON ne l'a pas vu chez des animaux ayant moins de 34 cent. de long. Comme, au début du développement, les cellules qui recouvrent la couche superficielle de l'écaille contribuent à la formation de celle-ci, et que quelques unes y sont même enfermées, il s'en suit que le revêtement homogène très calcifié est une dérivation de l'état primitif, acquise au cours du développement ontogénétique, comme il en est pour la partie inférieure de la couche d'Isopéline d'*Amia*.

La *partie superficielle des écailles de Protopterus annectens*, et de celles de la plupart des *Téléostéens* est aussi dépourvue de cellules. Elle correspond à la fois à la ganoïne et à la zone d'abord formée par les cellules de la couche superficielle. Nous voyons là l'extension jusqu'au début du développement du processus qui n'apparaît qu'à la fin de celui des écailles d'*Amia*.

Il existe en ce qui concerne les *fibres protoplasmiques de la dentine* une réduction du même ordre que celle que nous avons trouvée pour les cellules osseuses. La partie la plus externe des dents des sélaciens est formée d'une mince couche hyaline que WILLIAMSON avait désignée aussi sous le nom de *ganoïne*. LEYDIG [52], la considère comme étant simplement la partie la plus superficielle de la dentine. HERTWIG [74], pensa démontrer que c'était de l'émail. Les opinions des différents auteurs furent très partagées et le sont encore, sur la nature de cette région. Il est probable qu'il y a à la fois une partie d'origine épidermique correspondant morphologiquement à l'émail, et une autre d'origine mésodermique correspondant à la partie la plus superficielle de la dentine. Cette substance très fortement calcifiée, sans éléments protoplasmiques, étant plus épaisse que le mince dépôt homogène qui représente le premier début de la formation des organes en question, s'est par conséquent accrue aux dépens de la dentine déjà formée.

Mais c'est surtout dans les dents des *Téléostéens* que ce phénomène se manifeste bien ; la partie superficielle en est presque toujours dépourvue de tout élément vivant. La partie la plus

externe apparaît avec son aspect dès les premiers débuts du développement, elle doit être considérée comme primitive, toutes nos réserves étant faites, naturellement au sujet de l'incertitude de nos connaissances sur l'état primitif de la dentine. Ce tissu hyalin peut être désigné, comme le fait RÖSE, sous le nom de *vitrodentine* [33].

Mais à côté de ce tissu primitivement hyalin, RÖSE comprend sous la même dénomination une substance qui a la même apparence mais dont la signification est autre. Au-dessous de cette couche, chez un grand nombre de Poissons, les extrémités très fines des filaments protoplasmiques de la dentine finissent par disparaître devant une calcification plus avancée, déposant ainsi en continuité avec la vitrodentine un tissu de même aspect et de même composition mais dont la signification est différente. C'est ce que l'on peut voir par exemple dans les dents d'*Amia* et chez beaucoup d'autres Poissons. Enfin par une sorte d'accélération dans l'établissement de ce phénomène, et aussi par sa généralisation, certaines dents ne montrent pas du tout, à aucun moment, de fibres protoplasmiques dans leur substance fondamentale. Telles sont par exemple les petites dents des jeunes Gadidés. Il est évident qu'entre ces deux sortes de vitrodentines il y a les mêmes différences qu'entre le tissu de la plaque basale des *Sélaciens* et la substance ostéoïde ; l'une est un état donné, que nous voyons comme forme très inférieure du tissu dentaire, l'autre apparaît comme le résultat d'une évolution tardive.

Aiguillon dorsal de *Chimæra monstrosa*. — La lamelle osseuse en forme de demi-cylindre qui revêt la partie antérieure de l'aiguillon dorsal, cartilagineux dans sa plus grande masse, de *Chimæra monstrosa*, représente un organe qu'il est difficile de rapporter à l'un des groupes que nous venons de passer en revue.

Cette lamelle, séparée du cartilage, d'un côté, et de l'épiderme, de l'autre, par du tissu fibreux, s'amincit sur ses bords latéraux et inférieur ; elle est en ces régions en voie d'accroissement. Nous trouvons là un mode d'apparition semblable à celui du bord inférieur de la plaque masticatrice. Les cellules, abondantes des deux côtés, sont séparées d'abord seulement par quelques faisceaux fibreux que l'on voit en section transversale et dans les interstices desquels passent des filaments protoplasmiques qui réunissent

entre elles les cellules des deux rangées opposées. A mesure que l'organe avance en âge le rôle des deux couches ne se différencie pas comme dans les mâchoires ; on ne voit pas l'une d'elles devenir prépondérante. Quelques cellules, anastomosées par leurs prolongements avec les fibres précédentes, sont renfermées à l'intérieur de la substance fondamentale. Ces cellules sont rares et sans rapport les unes avec les autres. Dans les parties âgées et épaisses de la lamelle osseuse, on trouve encore des fibres cellulaires sur les deux surfaces ; mais la plus grande partie du réseau interfasciculaire, est formée d'une substance brillante, qui semble avoir pris la place du réseau des prolongements des cellules superficielles et internes, mais qui n'est certainement pas du protoplasma ordinaire ; ce réseau se colore vivement par l'éosine, l'acide picrique, la thyonine, l'hématoxyline ; il résiste à l'action de l'acide acétique et de la potasse à 40 %. Ces particularités concordent assez bien avec celles de la substance élastique. Nous pensons que c'est une *modification du protoplasma, une sorte de dessèchement*, qui marque la trace de la matière vivante dans la lamelle osseuse.

On voit que ce tissu rappelle par certains points la dentine, par d'autres le tissu osseux et enfin par l'atrophie ou la dégénérescence du protoplasma la substance ostéoïde. La question est de savoir si nous devons en faire une sorte d'intermédiaire entre ces trois tissus calcifiés. Nous avons expliqué qu'il ne faut pas considérer *à priori* les tissus de la Chimère comme forcément empreints d'un caractère archaïque, et, pour attribuer à cette plaque osseuse des relations aussi généralisées, il serait nécessaire de la considérer comme essentiellement primitive. Nous avons indiqué, pour nos différents tissus squelettiques, en nous basant sur des considérations plus solides, la situation qu'ils occupent par rapport aux autres, et quoique nous ayons conservé de l'incertitude sur bien des points, nous ne pensons pas devoir nous permettre une hypothèse qui satisferait peut-être mieux l'imagination mais serait trop légèrement étayée. Il n'en reste pas moins que nous avons ici *une combinaison remarquable de différents éléments*. La présence simultanée de fibres protoplasmiques et de cellules dans les parties jeunes ne semble pas offrir le caractère d'acquisition secondaire qu'elle a chez les Ganoïdes. Quant à la disparition des éléments protoplasmiques, elle est bien manifestement ici une modification secondaire, à l'apparition de laquelle nous assistons et dont le

réseau particulier qui persiste nous montre les restes. C'est encore un exemple, distinct et indépendant des autres, de cette tendance si générale des tissus osseux des Poissons à exclure les éléments cellulaires de leur substance fondamentale.

RÉPARTITION DES DIFFÉRENTES SORTES DE TISSUS CALCIFIÉS.

Si nous recherchons maintenant la répartition des tissus que nous avons caractérisés par leur contenu cellulaire, à la fois dans la série des Vertébrés inférieurs et dans les différentes parties de leur organisme, nous nous trouverons en présence d'une grande diversité. Nous apercevrons immédiatement qu'il n'y a pas de différence essentielle entre les régions interne et externe du squelette. Un seul des tissus que nous avons étudiés est irréductible et se trouve limité à la partie la plus externe de l'exosquelette, la dentine. Encore celle-ci se trouve-t-elle comme élément constituant des travées plus profondes des dents ou des pièces masticatrices : *Lamna*, *Chimæra*. Comme chez beaucoup d'autres Poissons, ces travées intrapulpaires sont formées de simple substance ostéoïde ou osseuse ; comme elles se relient aux os de la mâchoire, la localisation n'est pas aussi absolue qu'elle pouvait nous sembler au premier abord. Quant au tissu des écailles ou des grandes plaques osseuses dermiques, il n'est jamais essentiellement différent de celui que l'on trouve dans les parties les plus internes. Cela ne veut pas dire que tous les tissus internes et externes soient identiques dans le squelette d'un même Poisson, mais qu'il n'y a pas d'opposition fondamentale. C'est ainsi que le tissu fibreux sclérosé, sans cellules, de la couche inférieure des écailles des *Téléostéens*, diffère, chez un *Cyprin*, du tissu du double cône vertébral qui renferme des cellules. La structure des deux parties concorde au contraire chez la plupart des *Téléostéens* où ce double cône est formé de substance ostéoïde. Chez les Poissons où l'on trouve des fibres protoplasmiques ailleurs que dans les dents, elles existent aussi bien dans les plaques dermiques que dans les vertèbres. Chez les Poissons recouverts d'une carapace dermique, celle-ci renfermera des cellules s'il y en a dans le squelette interne : *Siluridés* ; si le squelette interne est formé de substance ostéoïde, il en sera de même pour les plaques cutanées : *Peristelthus*, *Lophobranches*.

Il n'y a donc, au point de vue histologique, aucune différence à faire dans la constitution de ces différentes parties.

DÉVELOPPEMENT DES TISSUS SQUELETTIQUES.

Pour compléter nos connaissances sur les tissus de substance dure, nous devons encore étudier leur mode de développement. Les phénomènes sont différents suivant les cas, et tous les histologistes savent que le tissu osseux peut se développer aux dépens du cartilage ou dans une matrice purement fibreuse. Nous aurons, dans notre exposition, à passer en revue chacun de ces genres d'ossification. Nous devons ensuite en considérer un troisième, plus rare, qui participe à la fois des deux autres.

OSSIFICATION DANS LE TISSU FIBREUX.

Les anciens anatomistes, qui étudiaient surtout les Vertébrés supérieurs, ne connaissaient guère que l'ossification cartilagineuse. Déjà pourtant en 1753 NESBITT avait fait remarquer que l'ancienne opinion que tous les os étaient d'abord cartilagineux était erronée et que la plupart des os du crâne se forment sans participation du cartilage. DUHAMEL reconnut aussi que l'ossification périostique est indépendante du cartilage. Mais ces remarques restèrent dans l'ombre jusqu'aux travaux de J. MÜLLER [38], de SHARPEY [67], de BRUCH [43] : ceux-ci montrèrent qu'il se forme des pièces du squelette par ossification du tissu fibreux. J. MÜLLER reconnut comme os fibreux la gaine de la corde de *Chimæra*. KÖLLIKER se rangea également à cet avis, et on divisa les os en primaires et secondaires, suivant qu'ils sont ou non formés aux dépens du cartilage. Les travaux de H. MÜLLER [58], puis ceux d'OLLIER [63, 67], MAÏER [55], GEGENBAUR [67^{bis}] vinrent confirmer le rôle ostéoformateur du périoste. Mais les théories métaplastiques et néoplastiques se partagèrent les opinions des histologistes. C'est ainsi que LIEBERKÜHN [63] considère l'ossification des tendons comme une transformation directe et progressive en véritable substance osseuse. HENLE [41] admit que de l'os vrai se formait dans les tendons ossifiés. Pour J. MÜLLER, l'os conjonctif n'était remplacé par de l'os vrai qu'après sa destruction. LANDOIS [65] soutint aussi cette opinion. RENAUT, RANVIER montrèrent que l'on

peut distinguer une calcification qui saisit le tendon au moment de son état chondroïde, donnant ce que RENAULT appelle le tissu fibreux ossiforme, et l'ossification du tendon avec sa structure normale. Il se forme aussi une vascularisation dont les canaux sont entourés de tissu osseux fibreux à texture plus fine et à disposition quelque peu concentrique des éléments, correspondant à des formations de Havers. VON EBNER s'occupe de la question : pour lui, le tendon ossifié des Oiseaux se compose en partie du tissu fibreux habituel de ces animaux, en partie d'un tissu spécial que l'on peut bien considérer comme du tissu osseux tendineux. Les deux formes peuvent passer de l'une à l'autre, non d'une façon génétique, mais comme ayant une même origine conjonctive. KASSOWITZ [81] a une opinion semblable, en disant que le tendon qui s'ossifie est autre chose que le tendon ordinaire.

Tous les histologistes savent aujourd'hui que nombre d'os ont une origine exclusivement fibreuse et que même ceux qui sont précédés par un modèle cartilagineux s'accroissent aux dépens du périoste et doivent, en somme, à cette ossification fibreuse, la plus grande partie de leur masse. L'ossification du périoste se fait par une transformation directe des éléments qui le constituent sous l'influence des ostéoblastes. Pour les os du crâne, dans les stades tardifs de la croissance, il en est de même ; au début on a une formation ostéogène constituée d'une série de couches lamelleuses recouvertes de cellules à aspect endothélial. Plus tard, au moment de la vascularisation, la partie moyenne de ce système lamellaire forme une lame homogène, cassante, que les vaisseaux réduisent à l'état de dentelle, et le long des travées ainsi formées se déposent des ostéoblastes ; la même marche se reproduit ensuite au-dessus et au-dessous, et ainsi de suite.

Pour nous résumer, les auteurs admettent que le tissu fibreux s'ossifie par transformation directe de ses parties en les parties correspondantes du tissu osseux. Mais cette première formation est ensuite envahie par les vaisseaux qui remplacent ce tissu osseux grossier par des systèmes de HAVERS à structure beaucoup plus fine.

D'autre part, l'ossification de certains os, notamment de la majeure partie du maxillaire inférieur, se fait sous forme d'un vaste réseau de travées qui semble correspondre au besoin de donner rapidement, à une pièce qui a la signification d'un os plat de

recouvrement, une épaisseur et une résistance suffisantes. Au début, ces travées se forment par une ossification incomplète, les corpuscules osseux sont plus grands, moins caractéristiques que plus tard ; d'autre part, l'extrémité des travées se résout en fibrilles dont la constitution osseuse ne disparaît que progressivement. Plus tard elles sont recouvertes d'une couche serrée d'ostéoblastes, sous l'influence desquels a lieu leur accroissement en épaisseur.

En ce qui concerne les poissons, d'après SCHMIDT-MONNARD [83], à côté des os qui se développent sous l'action du périchondre, il y en a qui se forment tout près de lui mais au dessus, tel est par exemple le *squamosum* de *Salmo salar* ; enfin il y en a qui apparaissent loin du cartilage, comme le supra-scapulaire du Brochet. Dans l'ossification périostique, le premier tissu osseux se montre comme une lamelle mince à la surface du cartilage. Généralement cette lamelle est recouverte d'une couche serrée d'ostéoblastes ; dans d'autres cas, la lamelle osseuse passe insensiblement au tissu fibreux qui semble ainsi s'ossifier directement : c'est ce que l'on peut voir dans l'*occipital basilaire* de *Salmo salar*, dans certaines parties du *squamosum* du Brochet. Dans l'os *supra-scapulaire* du Brochet, la partie centrale serait formée d'un tissu fibreux à faisceaux entrecroisés et renfermant des cellules ; cette région ne serait pas calcifiée, et la périphérie s'ossifierait comme l'os périostique de cet animal. Les fibres de Sharpey, venant de la superficie en direction radiaire arrivent dans le « *Wurzelstock* » médian qu'elles constituent par leur feutrage. Pour la colonne vertébrale des *Téléostéens*, je rappellerai que VON BAER, AUG. MÜLLER [63], attribuaient pour origine aux corps vertébraux les bases élargies des arcs ; CARTIER [75], GÖTTE [81], y voyaient une ossification de la gaine externe de la corde ; GRASSI [81, 82], confirmant les données de J. MÜLLER [34], GEGENBAUR [62] et LOTZ [64], montre que les doubles cônes vertébraux sont formés par l'ossification du tissu fibreux qui entoure la gaine élastique externe. Le premier dépôt osseux, contre la corde, a lieu sous forme d'une mince lamelle amorphe. Les arêtes (*coste superiori*) se développent comme une substance ostéoïde amorphe dans les ligaments intermusculaires dorsaux.

La *formation des doubles cônes vertébraux* est un phénomène d'ossification d'une généralité si grande que nous croyons pouvoir

rappeler ici son mode d'ossification comme *type d'ossification fibreuse*. On sait que dans les débuts du développement, autour de la gaine élastique de la corde, existe une couche de cellules embryonnaires qui se continue en crêtes neurales et hémiales, correspondant aux futurs arcs de même nom; cette couche de cellules est la gaine cellulaire externe des auteurs. Nous avons pu, sur de jeunes *Salmo*, *Lepadogaster*, *Serranus*, etc., voir, comme l'indiquait GRASSI, la mince couche osseuse hyaline qui représente les débuts des corps vertébraux. Dans la colonne vertébrale de l'adulte les vertèbres sont articulées les unes aux autres au moyen de ligaments fibreux qui s'étendent d'un double cône à l'autre.

La partie interne du ligament est formée d'une substance homogène, sans cellules, finement fibrillaire parfois (fig. 4). Cette partie, au cours du développement, est enfermée dans le double cône et s'ossifie en devenant de la substance ostéoïde [98]. Il faut du reste remarquer que pour suivre l'accroissement de la colonne vertébrale, cette région homogène doit pouvoir s'allonger, sans que nous puissions nous rendre bien compte de la façon dont s'accomplit le phénomène. Il est en tous cas facile de comprendre comment se fait l'accroissement en épaisseur, car de très nombreuses cellules sont pressées à sa surface, *jouant évidemment un rôle formateur*.

Les faisceaux fibrillaires du ligament pénètrent *in toto* dans le double cône, sous lequel on peut suivre leur trajet (Pl. IV, fig. 3 et 4, *fldc*); elles forment une grande partie de ce double cône. Nous avons vu qu'il y a également dans ce dernier des faisceaux circulaires, perpendiculaires aux précédents; nous n'avons pas pu nous rendre compte s'il existait de pareils faisceaux circulaires dans le ligament; nous ne pouvons pas dire, par conséquent, s'ils sont une néoformation au niveau du point de développement du corps vertébral ou si, au contraire, les parties circulaires aussi bien que les parties longitudinales, représentent la continuation complète des éléments du double cône.

Les cellules du ligament intervertébral sont très allongées, comme dans un organe fibreux ordinaire; contre le double cône, elles sont très abondantes; elles sont en outre devenues beaucoup plus volumineuses; elles ne sont pas comprimées entre les faisceaux; ceux-ci, au contraire, s'écartent un peu, et l'on voit parfois deux cellules dans un intervalle (fig. 4). Ces cellules ne sont pas aplaties contre le double cône, comme le sont généralement les ostéoblastes

sur une surface d'ossification; il y a même parfois comme une sorte de prolongement du protoplasma entre deux faisceaux. D'ailleurs ces cellules sont des cellules du ligament modifiées dans leur fonction, et elles sont en relation anastomotique avec leurs congénères. L'ossification n'acquiert pas tout de suite toute sa perfection; les parties formées en dernier lieu sont colorées plus faiblement que le reste par l'hématoxyline (Pl. IV, fig. 4, *dev*). Lorsque le double cône est constitué d'os vrai, quelques uns des ostéoblastes sont enfermés dans la substance du corps vertébral, et deviennent, en s'étalant et s'allongeant en direction circulaire, des cellules osseuses. Dans les cas où le squelette est formé de tissu ostéoïde, aucune cellule n'est englobée dans le processus ossificateur.

Beaucoup d'*os du crâne* de diverses espèces de Poissons, les plaques osseuses dermiques d'un certain nombre, tels que *Peristethus*, etc., s'ossifient d'une façon semblable; les différentes pièces osseuses sont articulées par des faisceaux fibrillaires qui passent entièrement de l'une à l'autre. Au point de pénétration de ces faisceaux dans la substance osseuse, les cellules sont plus grosses et plus abondantes. Les fibres du ligament interosseux passent entièrement dans la substance fondamentale qu'elles constituent, et les cellules transformées en ostéoblastes, président à l'ossification. Dans ce cas, comme aussi dans le précédent, on est frappé *du peu d'importance des vaisseaux sanguins*; évidemment on en rencontre quelques-uns, mais pas davantage que dans beaucoup de régions fibreuses, et infiniment moins que dans l'ossification des Mammifères. Ces os s'accroissent également en épaisseur, mais très peu; aussi ne voit-on pas leur surface recouverte d'une abondante couche d'ostéoblastes, comme il en serait si l'activité était aussi grande que pour l'accroissement en étendue. On voit un certain nombre de cellules réparties sur les surfaces; elles sont peu volumineuses, éloignées les unes des autres; les faisceaux du tissu conjonctif voisin viennent s'insérer entre ces cellules et pénètrent dans la substance osseuse.

Les *plaques basales* des écailles placoides des *Sélaciens* se développent de la même façon. Dans les *écailles ganoïdes*, il y a un recouvrement réciproque de ces organes, en tuile de toit; le ligament fibreux intermédiaire n'aboutit pas complètement à faire pénétrer les fibres du bord antérieur de l'une au bord postérieur de la précédente; généralement elles s'insèrent un peu en dessous.

Chez les *Téléostéens*, les *Dipnoïques*, où le recouvrement est encore plus accusé, on ne suit pas bien le trajet des fibres d'une écaille à l'autre. L'extrémité antérieure est revêtue d'une couche d'ostéoblastes qui assurent l'allongement de l'organe. Les écailles sont plongées dans un tissu conjonctif lâche, les *poches des écailles*. Comme l'indique KLAATSCH, il est probable que les faisceaux fibreux qui contribuent à l'accroissement en épaisseur de la couche inférieure de ces écailles sont les produits de l'activité des ostéoblastes, tout aussi bien que la calcification de ces faisceaux.

Les différentes sortes d'*apophyses vertébrales* se présentent souvent sous forme d'aiguilles purement osseuses, sans préformation cartilagineuse; elles se développent beaucoup plus vite en longueur qu'en épaisseur; la pointe en est recouverte d'une couche serrée d'ostéoblastes dont on voit souvent nettement les rapports avec les cellules du tissu fibreux environnant. Les faisceaux conjonctifs passent entre ces cellules et pénètrent dans la substance de l'aiguille osseuse. Plus loin de la pointe, les cellules formatrices sont moins épaisses, ne forment pas un revêtement aussi serré; elles sont allongées parallèlement à l'axe de l'organe en voie de développement.

Dans la constitution des pièces du squelette d'un grand nombre de Poissons, rentrent des *travées osseuses* qui s'accroissent uniquement en longueur, acquièrent du premier coup leur épaisseur définitive, et par conséquent perdent toute activité de développement dans ce sens. Nous reviendrons plus loin sur la signification du phénomène, mais nous pouvons étudier ses détails intimes. Les cellules forment une calotte serrée sur l'extrémité en voie de développement (Pl. IV, fig. 3); la disposition est la même qu'à la pointe d'accroissement d'une des apophyses vertébrales; mais les cellules qui ont déjà servi et qui sont passées sur les côtés de la travée deviennent tout à fait inactives. Elles forment à la surface de toutes les travées un réseau de protoplasma très délicat, très mince, ne présentant une certaine épaisseur qu'au niveau des noyaux, c'est là l'apparence d'un endothélium, où plutôt d'un *pseudo-endothélium*, pour employer une expression de RENAULT. Nous avons déjà décrit ces cellules sous le nom de *cellules propres de la substance ostéoïde* (Pl. 4 f. 5 et 6); elles revêtent la substance ostéoïde aussi bien que le tissu osseux véritable; elles recouvrent même la surface interne de la dentine, quand celle-ci a cessé de s'accroître en

épaisseur, par exemple dans les boucles de *Raja clavata*. Ces cellules plates ont la signification de reliquats, et il est évident que leur influence nutritive sur les travées osseuses doit être très faible ; mais elles peuvent nous servir de criterium pour marquer ce qui est réellement la surface d'une travée osseuse, et nous reconnaitrons l'utilité de cette remarque quand nous examinerons les os des Plectognathes.

Dans les nageoires des Téléostéens, le premier élément squelettique consiste en l'apparition des rayons cornés comme l'ont décrit HERTWIG [79, 82], HARRISSON [95]. Ces rayons cornés sont très développés dans les nageoires des Sélaciens, des Dipnoïques, des Holocéphales, et dans la nageoire adipeuse des Salmonidés et des Siluridés, ainsi que l'a montré LA VALETTE ST-GEORGE [80] ; ils sont formés d'une substance particulière que KRUKENBERG rapporte à l'élastoïdine de FREMY. Ces rayons cornés sont recouverts de cellules, agents de leur développement. Chez *Protopterus*, il semble que leur partie interne change de constitution et devienne de l'os. Chez les Téléostéens, ils sont noyés dans le développement de substance osseuse véritable qui est due encore à l'activité des ostéoblastes. Dans les rayons mous de ces Poissons, le rayon est formé d'un grand nombre de petits articles qui sont réunis par des faisceaux conjonctifs. VAILLANT (1) a montré que, chez les Cyprinidés, les aiguillons osseux sont formés par la soudure ultérieure de semblables petits rayons.

Depuis WALDEYER [65], tout le monde admet que la première couche de l'ivoire des dents est déposée, contre la membrane basale ectodermique du germe, sous forme d'une fine lamelle plus épaisse au sommet, homogène, par une couche de cellules hautes, serrées les unes contre les autres et que cet auteur a désignées sous le nom d'odontoblastes. Les travaux de HERTWIG [74] montrèrent qu'il en est de même pour les écailles placoides des Sélaciens. Les études de cet auteur furent complétées par celles de KLAATSCH [90]. La partie basale du germe de l'écaille déborde la périphérie de la papille et, entre les cellules situées à ce niveau, se montre une claire substance fondamentale ossifiée, en continuité avec la dentine. C'est la plaque basale. De même qu'il n'y a pas de passage brusque entre le tissu de celle-ci et celui de l'aiguillon, de même il n'y a aucune

(1) Sur la structure histologique des rayons osseux chez la Carpe, *C. R. des sessions du 3^{me} Congrès international de Zoologie à Leyde, 1895.*

différence entre les cellules formatrices et leur signification est identique ; elles représentent un seul et même système. Et pour bien spécifier l'analogie complète qu'il y a entre les cellules génératrices de la dentine et celles des tissus osseux, KLAATSCH propose de les réunir dans une même dénomination, les *scléroblastes*. Nous n'avons pas porté nos observations sur ce sujet qui nous semble être suffisamment élucidé ; nous pouvons ajouter que pour les organes placoides volumineux et à structure fibreuse très manifeste, tels que sont les boucles de *Raja clavata*, on voit des faisceaux fibrillaires pénétrer de la pulpe dans la substance fondamentale, complétant encore l'analogie avec les tissus osseux.

Ayant étudié le mode de développement des écailles ganoïdes et cycloïdes ou cténoïdes tel qu'il est pendant la plus grande partie de leur évolution, nous devons dire qu'elles apparaissent entre deux couches de cellules mésodermiques, de scléroblastes, comme une mince lame homogène, exactement comme le début de la plaque basale des Sélaciens ; mais ici cette couche osseuse est indépendante et n'est pas en relation, au moins primitivement, avec les écailles placoides que l'on rencontre à la surface des écailles ganoïdes jeunes.

Dans toutes les variétés de substance dure dont nous venons d'étudier le développement, et en quantité variable suivant les Poissons considérés, un certain nombre de fibres restent non calcifiées. Souvent ces fibres ne semblent pas avoir une disposition bien déterminée par rapport aux autres ; mais dans d'autres cas ce sont des fibres qui ont une direction différente de la majorité des autres ; c'est ainsi que, dans les apophyses vertébrales des aiguillons des nageoires de nombreux Acanthoptérygiens, ce sont des fibres qui pénètrent en direction radiaire vers le centre de l'organe. C'est ce qui donne lieu à la fausse apparence de dentine, dont nous avons parlé.

Ainsi que nous l'avons dit à propos de la formation des doubles cônes, la ligne des ostéoblastes est séparée de la région entièrement ossifiée par une certaine distance. C'est là une règle générale qui se rencontre aussi chez les Vertébrés supérieurs, dans les dents comme dans les autres régions du squelette. Mais il y a une grande variété dans l'importance de cette zone non calcifiée. Dans les animaux âgés, qui se développent lentement, l'os est calcifié immédiatement au-dessous des ostéoblastes ; au contraire, dans les points

d'accroissement rapide, la couche en question est relativement épaisse. Il y a des espèces où ce caractère des régions d'ossification est très accusé ; dans la plaque masticatrice de *Chimæra monstrosa*, le bord d'accroissement est sur une certaine hauteur entièrement formé de cette substance *préosseuse* et la surface interne des parois, de même que la surface de toutes les travées qui parcourent l'intérieur de l'organe, montrent une assez grande épaisseur de tissu non calcifié. Comme le tissu médullaire est un tissu conjonctif adulte, il est facile de voir la continuité de ses faisceaux avec ceux de cette substance, qui se montre, elle aussi, grossièrement fibreuse.

Chez *Lophius piscatorius* certaines travées osseuses nous ont montré un état un peu particulier ; la travée en voie d'accroissement est recouverte à son extrémité et sur une certaine longueur d'une couche serrée de beaux ostéoblastes ; au-dessus de ces ostéoblastes est une zone claire, se colorant très faiblement, qui ne renferme pas de cellules ; plus haut viennent des faisceaux conjonctifs très abondants, qui se dirigent vers la travée, séparés par des cellules allongées ; la distance entre les dernières de ces cellules, et les ostéoblastes est environ deux fois la hauteur de ceux-ci. Les faisceaux fibrillaires semblent se gonfler et perdre leur individualité pour constituer cette zone ; la substance de la travée est aussi finement fibrillaire.

Malgré les quelques différences que nous avons signalées, tous les organes que nous venons d'étudier peuvent être ramenés à un même type d'ossification. La *corne frontale de Chimæra monstrosa* est un peu différente. Elle est constituée à sa périphérie par un tissu fibreux ossifié à structure irrégulière, à fibres entrecroisées dans tous les sens. Entre ces faisceaux se trouvent des cellules anastomosées par leurs prolongements, à pourtour bien net, qui donnent bien l'impression de cellules osseuses. (Pl. VI, fig. 3). Mais à sa périphérie cette lame osseuse se perd progressivement dans le tissu fibreux non calcifié environnant. Il y a aussi des espaces non calcifiés, traversés par des vaisseaux, que l'on pourrait comparer à des cavités médullaires ; la limite entre ces espaces et le tissu ossifié manque également de netteté ; de même qu'il y a un passage progressif entre les deux substances fondamentales, il y a une relation de continuité entre les cellules. Il n'y a pas une ligne nette de cellules à activité exagérée comme il en est pour la ligne des

ostéoblastes, qui semblent établir une barrière entre les cellules osseuses et les cellules ordinaires du tissu conjonctif.

Nous voyons donc que les ostéoblastes n'ont peut-être pas dans la formation osseuse le rôle exclusif qu'on leur attribue souvent. Nous voyons des cas, où l'ossification peut se faire sans leur concours. En effet, la calcification n'a pas lieu sous leur influence immédiate, puisqu'ils sont souvent séparés par une petite distance de la zone complètement ossifiée; la formation des faisceaux peut se faire en dehors d'eux, comme c'est le cas dans le double cône. Il est probable qu'ils ont pour but de parfaire l'élaboration de la substance fondamentale, de la modeler et de la rendre plus compacte. C'est pour cela qu'ils sont nombreux et volumineux. Quant aux modifications chimiques apportées à la substance conjonctive, qui semblent permettre le dépôt des sels calcaires par la seule action du temps, elles paraissent être le résultat de l'action des ostéoblastes non par la qualité même de ces cellules, mais par leur activité.

De tout ce que nous venons de voir, il ressort nettement que *les ostéoblastes ne sont que des cellules du tissu conjonctif modifiées légèrement dans un but déterminé et revenues à un état jeune et très actif*. Au cours du développement, quand l'os s'accroît dans une direction déterminée, les ostéoblastes après avoir joué leur rôle passent sur les côtés de la travée; si cette dernière s'épaissit encore un peu, les ostéoblastes continuent à remplir leurs fonctions, mais ils sont alors plus rares, plus petits, diffèrent moins des cellules conjonctives ordinaires; si l'os cesse de croître tout à fait, ils deviennent les cellules plates, qui sont alors identiques à beaucoup de cellules conjonctives. D'autre part, en avant de la pointe d'accroissement, et *à mesure que celle-ci s'avance sous le tissu conjonctif, les cellules de ce dernier prennent tour à tour la fonction ostéoblastique*, se transformant en grosses cellules polyédriques à protoplasma très vivant.

Tous les faits que nous venons d'exposer ne sont pas nouveaux, et les auteurs qui ont étudié l'ossification fibreuse ont nettement vu cela, mais nous y insistons à cause des opinions soutenues par KLAATSCH. Après que cet auteur avait nettement montré l'homologie absolue des ostéoblastes et des odontoblastes et avait introduit avec beaucoup de raison la dénomination commune de scléroblastes, après avoir décrit l'anastomose de ces cellules avec celles du tissu

conjonctif et indiqué que ces dernières pouvaient probablement se transformer en les premières [90], il fit une série de travaux *pour essayer de prouver l'origine ectodermique des scléroblastes* [94-95]; les os aussi bien que les écailles placoides auraient la signification de formations épidermiques. HARRISSON [95], KEIBEL [95], RÖSE [94], RABL [95] s'élevèrent contre cette manière de voir, toutes les figures de KLAATSCH pouvant être interprétées par des défauts de préparation, si faciles dans des organes dont les diverses parties présentent des différences de dureté si considérables. Nous n'avons pas recommencé les recherches de KLAATSCH, qui du reste ne nous donne pas ses méthodes de travail, ce qui en rendrait le contrôle difficile. Mais on ne peut que reconnaître la difficulté d'interprétation, dans de pareilles images, et la prudence qu'il faut apporter à ce genre de recherches. Mais même si, dans certains cas, on pouvait, sur le rebord du germe des écailles, reconnaître une migration des cellules de l'ectoderme pour prendre part à la formation de la papille, on ne saurait nier la transformation en scléroblastes des cellules conjonctives. Les observations de KLAATSCH auraient alors *une portée générale, relative à l'origine du mésoderme*, dont certains noyaux se produiraient ainsi isolément aux dépens de l'épiderme, mais *elles ne sauraient infirmer l'opinion générale que les tissus squelettiques sont des tissus conjonctifs*, aussi bien par leurs cellules que par leur substance fondamentale, modifiés dans le but de former des pièces solides, compactes et calcifiées.

ACCROISSEMENT DES PIÈCES DU SQUELETTE.

Le développement tel que nous venons de le décrire continue sans se modifier dans les formations osseuses assez simples, chez les animaux de petite taille ou jeunes. Chez les animaux plus âgés, les phénomènes restent les mêmes dans leur essence, mais on comprend qu'ils soient obligés de se compliquer afin d'assurer la nutrition des organes qu'ils forment. De volumineuses masses osseuses ne pourraient pas s'édifier sans être parcourues par des voies nourricières vascularisées. Aussi, même dans les formations osseuses les plus rudimentaires, voyons-nous se constituer des voies médullaires.

C'est ainsi que dans la corne frontale de la *Chimère* nous avons rencontré de pareils espaces non calcifiés contenant un vaisseau

(Pl. IV, fig. 7). Dans la lame osseuse de l'aiguillon dorsal, il se forme aussi de pareils canaux médullaires; ces canaux se font par une simple inégalité dans l'accroissement de la surface postérieure de la lamelle et de la partie antérieure de sa crête. Par cette irrégularité de l'ossification on voit se produire des dépressions; celles-ci s'approfondissent; puis les bords manifestent une nouvelle activité, se rejoignent, et ainsi se trouve renfermée dans l'os une certaine quantité de tissu conjonctif vascularisé (Pl. IV, fig. 7, cm^1 , cm^2 , cm^3).

Chez *Acipenser* on observe une constitution semblable; c'est ainsi qu'à la partie antérieure du cartilage operculaire, on observe une lame osseuse qui s'accroît en poussant des digitations très allongées, entre lesquelles pénètre le tissu périostique. Quelques-unes de ces longues dépressions se ferment en canaux (Pl. IV, fig. 8). Les os de la carapace de ce même Poisson sont aussi parcourus par une série de canaux dont on peut suivre l'origine analogue.

Chez *Protopterus* on ne voit pas de canaux bien étroits, mais des cavités assez larges, et l'on peut constater que leur formation est due à une irrégularité dans le développement. Dans les écailles des *Ganoïdes osseux*, dans un grand nombre d'os de la tête de ces animaux, on voit également des canaux ainsi constitués. A propos de ceux que l'on trouve dans les écailles, HERTWIG fait remarquer que l'on ne peut pas, ainsi que l'avaient fait les auteurs qui le précédaient, leur donner le nom de canaux de Havers, car ils ne sont pas entourés d'un système de lamelles particulier et on n'observe pas autour d'eux un arrangement concentrique des éléments de l'os; ce sont simplement des voies nourricières.

Ce genre de vascularisations n'est pas limité aux Poissons; il suffit de faire une coupe d'un os de *Bufo vulgaris*, pour voir que l'os diaphysaire est percé d'une multitude de semblables canaux médullaires, *qui pour la plupart ne sont pas des canaux de Havers*, car ce n'est qu'exceptionnellement que l'on en trouve quelqu'un entouré d'un système propre de lamelles. Ils sont homologues du canal nourricier d'un os long de Mammifère, et établissent des communications entre la moelle et l'extérieur. Ces canaux se trouvent même chez des Mammifères: SHAFFER a décrit la structure des côtes d'*Halitherium*, qui sont extrêmement compactes, marmoréennes; il y a un réseau serré de canaux vasculaires parallèles dans leur ensemble à l'axe de l'os, *il n'y a pas de systèmes de*

Havers, *ni de lignes de ciment*, ni de fibres de Sharpey. L'auteur compare ces canaux à ceux de Volkman. Comme nous ne pouvons assister chez ce Mammifère à leur mode de développement, nous ne pouvons nous prononcer ; mais dans les cas que nous avons examinés chez les Poissons, nous ne pouvons admettre ce rapprochement. KÖLLIKER décrit comme canaux de VOLKMAN des cavités qui se forment par l'activité destructrice des rameaux médullaires, qui pénètrent dans la substance fondamentale en la détruisant, en s'y creusant pour ainsi dire des galeries. Ce n'est pas le cas de la vascularisation plus passive que nous avons montrée.

L'édification de substance osseuse, quoique ralentie au niveau de l'invagination de ces espaces vasculaires, ne cesse pourtant pas toujours complètement ; on observe alors un arrangement concentrique de la substance fondamentale et même parfois des cellules, autour de ces canaux. Mais outre que cette disposition est assez limitée, elle est rendue nettement distincte d'une formation haver-sienne, par la continuité complète entre la substance qui entoure directement le canal et celle qui forme la grande masse de l'os ; il n'y a pas de limite nette, bien tranchée, de « *Kittlinie* » entre les deux régions. On peut observer un pareil dépôt osseux, postérieur à la fermeture du canal, dans l'aiguillon de *Chimæra*, dans les canaux qui parcourent l'aiguillon antérieur des nageoires pectorales chez *Acipenser ruthenus*, dans les os du squelette céphalique des *Ganoïdes osseux*.

CH. TONES a décrit chez les *Gadidés* une disposition spéciale du tissu des dents, auquel il a donné le nom de *vasodentine* [78]. RÖSE l'a retrouvée dans les dents de *Empo* et *Brachyrhynchodus*, de la craie de l'*Amérique du Nord* [95]. Chez ces animaux il n'y a pas de canalicules de l'ivoire ; le revêtement externe est constitué par de la *vitrodentine* ; mais la masse principale est traversée par un riche réseau de capillaires qui, de la pulpe, rayonnent dans la substance calcifiée à travers la couche des odontoblastes. La tunique intime de ces capillaires est directement recouverte par de la dentine ; ils ne sont pas revêtus par des restes de tissu pulpaire, mais remplissent exactement leur cavité, et la dentine, dans le voisinage du canal, possède les qualités physicochimiques de la gaine de Neuman. Ces capillaires présentent souvent des pointes, surtout parallèles à la surface de la dentine et qui s'insinuent entre les

couches fibreuses qui la constituent ; ces pointes ressemblent aux pointes d'accroissement des vaisseaux, mais on n'y voit pas de noyaux, de sorte que nous ne pensons pas que l'on puisse leur attribuer une bien grande activité, et que l'on puisse admettre pour ces capillaires une pénétration par bourgeonnement dans la substance fondamentale, à la manière de canaux de VOLKMAN. Nous pensons plutôt, comme RÖSE, que ces capillaires dont la disposition dans son ensemble est en forme d'anses, et qui présentent dans la dentine le même aspect que ceux de la pulpe, sont enfermés par le processus de développement ; mais par une particularité propre à ces Poissons, les capillaires sont englobés seuls, sans substance conjonctive. Chez *Amia*, nous avons vu aussi une anse capillaire renfermée dans la substance dentaire, sans qu'il parut y avoir un revêtement de pulpe. Il faut donc probablement homologuer ce tissu au tissu osseux plissé comme nous l'avons décrit, en faisant cette restriction que les plis sont si étroits qu'il n'y a place à leur intérieur que pour un seul capillaire.

Il n'y a pas alors lieu d'établir une différence si tranchée entre cette vasodentine et le tissu qui forme la base des dents de *Lepidosteus* ; chez ce Poisson, la dentine, simple au sommet, présente plus bas des plissements et enfin à la base on a un tissu compacte parcouru par des canaux vasculaires entourés d'une pulpe d'où, au dire des auteurs, rayonnent des canalicules dentaires, ce que nous n'avons pas pu constater chez *L. osseus*.

Chez les Vertébrés supérieurs, le tissu osseux déjà achevé subit une série continuelle de remaniements, par destruction de la substance ancienne et réédification de nouvel os. Cet os secondaire constitue des systèmes de Havers. Ceux-ci sont caractérisés par une limite nette qui les sépare bien du reste de l'os, et par une disposition concentrique de tous leurs éléments. Ils doivent en outre, à la constitution fine de leur substance fondamentale, de trancher par leur aspect sur le fond plus grossièrement fibreux.

Ce remaniement osseux, qui amène la formation de cavités de Havers, se retrouve de très bonne heure chez les Poissons. Nous ne l'avons pas rencontré chez *Protopterus* ni *Acipenser*, mais les formations haversiennes sont peut-être plus abondantes chez les *Ganoïdes osseux*, que chez aucune autre espèce ; on les rencontre dans tous les os un peu volumineux ; les os du crâne, la ceinture

scapulaire montrent ainsi des canaux de Havers typiques (Pl. iv, fig. 10). Chez le Thon, la partie interne des corps vertébraux montre en abondance des systèmes de Havers (Pl. iv, fig. 9) ; on peut même constater l'activité du phénomène à la présence de nombreux systèmes intermédiaires haversiens.

Mais en général les remaniements éprouvés par les os des Poissons sont beaucoup moins étendus. La plupart du temps, il est rare que ces systèmes arrivent à être en contact, à former la plus grande masse de l'os. Généralement on voit *quelques systèmes isolés au milieu de la substance fondamentale d'origine périostique* ; dans les vertèbres de *Trachurus* on voit une seule rangée de canaux de Havers dans l'épaisseur du double cône ; chez *Chaetodon* la rareté de ces formations est plus grande encore (Pl. iv, fig. 11). Dans les aiguillons des *Cyprinidés*, il n'y a pour ainsi dire pas de vascularisation ; quand on voit un vaisseau, il est entouré d'une mince couche d'os secondaire ; chez les *Acanthoptérygiens*, il y a souvent un seul canal de HAVERS central, ce qui donne à l'os l'aspect d'un os long à moelle tel que celui d'une Grenouille ; quelquefois on en voit deux ou trois.

Nous voyons ainsi que les phénomènes de remaniement sont déjà très avancés chez les *Ganoïdes osseux* qui sont pourtant des animaux très anciens. S'il y avait une tendance au développement de ces néoformations, les Téléostéens auraient de très nombreux systèmes de Havers. Or nous voyons qu'il en est rien ; quelques-uns en ont un certain nombre ; chez beaucoup la formation est bien plus restreinte.

Déjà chez *Polypterus*, chez *Thynnus*, les formations de Havers sont localisées dans la partie des corps vertébraux la plus rapprochée de la corde. Plus loin, le double cône ne s'ossifie plus d'une façon massive, mais des traînées médullaires s'insinuent au milieu de l'os, de sorte que celui-ci se présente sous la forme d'un certain nombre de grosses travées, entre lesquelles se trouve le tissu vasculaire ; chacune de ces travées s'édifie comme une portion de double cône ; il n'y a pas ou peu d'épaississement ultérieur. C'est ainsi qu'une grande partie de la vertèbre se trouve vascularisée suivant le mode très simple que nous avons décrit chez l'*Esturgeon* p. exemple, alors que des parties plus anciennes se trouvent parcourues par des canaux de Havers. Le remaniement secondaire de l'os garde ainsi un caractère primitif qui cède la place à un mode plus simple de

développement, atteint du premier coup. Chez *Thynnus*, pourtant, il y a une nouvelle formation médullaire secondaire à la région moyenne ; mais cet accroissement est dû à la formation de très vastes cavités destinées à loger la moelle entièrement adipeuse, de ces animaux.

Chez un certain nombre de *Physostomes*, les os gardent un caractère assez simple ; il n'y a pas de formations secondaires, ou très peu ; l'accroissement est plutôt massif, et il y a un certain nombre de vastes cavités médullaires ; tels sont les *Cyprinidés*. Chez d'autres, comme le Brochet, la plus grande partie du corps vertébral, à l'exception des bases des arcs est formée de travées osseuses rayonnant de la périphérie de la corde, et arrivant jusqu'au périoste périvertébral, où chacune de ces travées est recouverte d'une calotte d'ostéoblastes. Dans l'aiguillon dorsal on peut observer un mélange de travées et de systèmes de Havers ; ceux-ci sont du reste en quantité restreinte, et les travées ne sont pas aussi délicates et aussi écartées que dans les autres parties. Ce mélange est rare ; d'ordinaire, la disposition trabéculaire existe seule. On peut en trouver un exemple chez *Uranoscopus*. Chez les *Gadidés* la formation trabéculaire est la règle ; on ne voit plus de systèmes de Havers : tous les os sont formés d'une série de travées osseuses qui se rejoignent, s'anastomosent, forment un réseau solide (Pl. v, fig. 1), dont les mailles renferment de la moelle à structure variable suivant les espèces de Poissons que l'on considère. Les espaces intertrabéculaires sont plus ou moins grands, parfois très vastes. Les travées présentent les caractères que nous avons indiqués, de s'accroître uniquement en longueur et de ne pas s'épaissir par la suite, mais d'être recouverte du réseau de cellules aplaties. Il y a pourtant parfois un certain épaississement, comme dans la région du double cône. En ce point on peut remarquer comment on passe d'une formation massive aux travées (Pl. v, fig. 1), le double cône est massif dans sa partie voisine de la corde : plus loin quelques traînées cellulaires se montrent au milieu de la substance osseuse. Plus en dehors encore on voit de véritables canaux médullaires qui pénètrent parallèlement à la corde, séparant de grandes masses osseuses ; enfin les cavités médullaires l'emportent en grandeur sur la masse osseuse, et la disposition trabéculaire devient telle que nous l'avons indiquée. Entre ces travées se voient de nombreuses anastomoses qui donnent à l'édifice une consistance solide.

Chez *Protopterus*, la base des dents est occupée par une masse osseuse en continuité avec la substance dentaire et dont la structure est celle d'un réseau très irrégulier, à mailles tortueuses ; les travées qui le constituent, arrivées à la surface, s'accroissent par leur extrémité libre, se dédoublent, s'anastomosent.

L'intérieur de la plaque maxillaire de *Chimæra* est aussi parcouru par des travées qui interceptent de larges mailles ; mais ces travées s'accroissent ultérieurement en épaisseur, pour former le tissu compacte que l'on trouve à l'extrémité libre de l'organe. Le tissu osseux pulpaire, disposé en forme de travées, que l'on observe dans les dents d'un certain nombre de Squalés, et qu'OWEN appelait osteo-dentine, est aussi disposé sous forme de travées minces.

Toutes ces formations trabéculaires correspondent à une complication, à un perfectionnement du tissu vascularisé par plissement que nous avons décrit en premier lieu ; mais c'est simplement une exagération du phénomène, qui arrive à rendre les espaces médullaires plus importants que la substance ossifiée ; dans le premier cas, les parties où la formation osseuse est ralentie ne sont que l'exception, elles constituent des creux par rapport à la surface d'accroissement général ; dans l'autre cas, la surface à ossification ralentie ou arrêtée est la plus importante et la suractivité d'ossification est localisée et aboutit au développement de travées.

Le mode de vascularisation par plissement peut se rencontrer toujours, dans le début de la formation d'un os, que celui-ci possède plus tard des canaux de HAVERS, ou qu'il prenne la structure trabéculaire ; dans ce dernier cas c'est une exagération extrême du phénomène qui a lieu. Le plissement, d'essence par conséquent plus simple, demeure restreint dans le cas d'ossification haversienne. Mais, ainsi que nous l'avons vu, les conditions ne semblent pas se prêter chez les Poissons à la néoformation osseuse. Elle perd donc l'importance qu'elle avait dans des groupes très anciens et elle est remplacée par l'ossification trabéculaire qui édifie du premier coup un os léger, solide et bien médullarisé.

Chez les Vertébrés supérieurs, il y a bien certains os qui se développent sous forme de travées : c'est le cas entre autres du maxillaire inférieur. Mais cette constitution disparaît chez l'adulte, où l'on voit des systèmes de HAVERS séparés par des systèmes intermédiaires. On ne trouve pas, à l'état adulte, d'os formé par un système primitif

de travées osseuses. Quand il y a une structure spongieuse, elle est due à la grandeur des cavités de HAVERS et à la minceur relative de leurs systèmes de lamelles.

Chez les Poissons nous assistons donc à une évolution toute particulière dans le mode de constitution des os, évolution qui apparaît dès les premiers stades et se substitue au développement par néoformation, lui aussi très primitif quoiqu'à un degré moindre. L'ossification trabéculaire prend alors de plus en plus d'extension et finit par constituer la majeure partie du squelette des Poissons supérieurs adultes.

Il y a du reste des pièces du squelette exigeant une résistance exceptionnelle qui semblent subir une nouvelle évolution. Les travées s'épaississent d'une façon considérable et arrivent en contact suivant des lignes analogues à celles qui séparent les canaux de Havers les uns des autres. Ainsi est constitué un os compact parcouru de canaux de diverses tailles à course irrégulière: les plaques maxillaires d'*Orthogoriscus* nous offrent un exemple de ce cas.

Plaques basales des boucles de « *Raja clavata* ». — Avant de terminer l'étude des os à constitution trabéculaire, il nous reste à parler de la structure des plaques basales des grandes



FIG. 2. — Coupe sagittale d'une grosse boucle dorsale de *Raja clavata*.

écailles placoïdes ou *boucles* de *Raja clavata*. Ces organes diffèrent des plaques basales des écailles placoïdes ordinaires; leur consistance est moins ferme, moins compacte, et l'examen d'un fragment

isolé d'une des plus grosses boucles présente un aspect qu'il est bien difficile de comprendre au premier abord. Il faut les examiner dans leur ensemble et suivre les modifications qu'elles présentent depuis leur surface de formation pour nous rendre compte de la valeur morphologique du tissu.

Sur une section faite suivant le plan médian d'une de ces boucles, on voit la plaque composée d'un réseau irrégulier de travées ossifiées anastomosées en tous sens (Pl. II, fig. 5) ; ces travées sont de formes contournées, noduleuses ; leur taille varie ; certaines ne sont que de gros faisceaux calcifiés ; parfois, ces derniers coupés en travers se montrent seulement sous l'aspect d'un cercle brillant, isolé au milieu d'une maille. Ces mailles sont occupées par un feutrage de matière fibrillaire qui ne se colore que très difficilement et n'est pas calcifiée (Pl. II, fig. 6, Pl. V, fig. 2). Il n'y a pas de cellules au milieu de cette substance fibrillaire dans la plus grande partie de la plaque ; il n'y en a pas non plus, appliquées contre les travées, ainsi que cela arriverait pour un véritable réseau de tissu ostéoïde de Téléostéen.

Il existe cependant dans l'organe quelques éléments protoplasmiques, et on peut les rapporter à deux groupes. D'une part on voit quelques gros faisceaux fibreux, non calcifiés, traverser sur une grande longueur le tissu de la plaque basale, et, *accolées à ces faisceaux sont des cellules aplaties qui les entourent d'un réseau protoplasmique.* Ces faisceaux sont les homologues des faisceaux non calcifiés que l'on rencontre souvent dans les plaques basales des écailles placoides ordinaires et qui, sur des préparations montées dans le baume sec, peuvent en imposer pour des canalicules dentaires. La particularité qu'ils présentent ici est d'avoir conservé leurs cellules. Cette possibilité, pour des cellules, de continuer à vivre au milieu du tissu de la plaque basale, n'existait pas chez les autres *Sélaciens*.

Les autres éléments protoplasmiques sont plus difficiles à interpréter. Ils n'existent que dans un certain nombre de mailles et *sont surtout abondants à la périphérie*, près de la surface d'ossification (Pl. II, fig. 5 *c* ; fig. 6, *pr*). Nous les avons appelés seulement éléments protoplasmiques ; c'est qu'effectivement on ne peut pas se prononcer immédiatement sur leur valeur cellulaire. Dans certains des espaces intertrabéculaires, on voit bien effectivement une cellule à protoplasma très granuleux se teintant très fortement par l'éosine,

la pyrosine, la thyonine, à noyau prenant au contraire plus faiblement les matières colorantes. La forme de ces cellules est irrégulière ; elles ont quelques prolongements courts. Parfois deux ou plusieurs cellules bien distinctes occupent l'aréole fibrillaire (Pl. v, fig. 2, *mc*) ; mais souvent aussi on a des éléments à plusieurs noyaux, dont il est difficile de dire s'ils correspondent à la fusion de plusieurs des cellules précédentes ou s'ils sont au contraire le produit de la division d'une seule d'entre elles. Enfin on trouve des éléments de la grosseur d'une cellule où l'on ne peut observer aucun noyau ; souvent, à côté, se trouvent un certain nombre de grains protoplasmiques de différentes grosseurs ; enfin dans beaucoup de cas, il n'y a qu'un amas de ces grains au milieu de la masse fibrillaire (*grp*). Les cellules nucléées sont surtout localisées à la zone la plus externe, les grains se montrent plus profondément ; plus loin encore ils existent presque seuls quand il y a de la substance vivante dans l'espace intertrabéculaire. Tout, dans l'aspect de ces amas *semble indiquer des cellules en dégénérescence*. Si l'on tient compte de leur position par rapport aux cellules nucléées et des passages graduels qui relient les deux sortes d'éléments, on est amené à penser qu'ils représentent un terme final de l'évolution de ces cellules ; que celles-ci subissent une régression, leur noyau disparaît d'abord, puis le protoplasma se désagrège peu à peu pour disparaître ensuite (Pl. v, fig. 2).

Les cellules auxquelles RANVIER a donné le nom de *clasmatocytes* subissent une semblable désagrégation de leur protoplasma. Ces clasmatocytes proviennent d'une modification particulière des leucocytes qui se fixent dans les tissus. Nous pourrions nous demander si nous n'avons pas ici des sortes de clasmatocytes, des globules blancs qui pénétreraient par diapédèse, dans le tissu de la plaque basale, puis se fixeraient et entreraient en clasmatose. Mais, en outre que nous n'avons pas pu retrouver dans ces éléments la coloration élective si intense que le violet de méthyle donne aux clasmatocytes, il nous semble plus probables que ces cellules ont la valeur de cellules fixes. Les cellules nucléées que l'on voit près de la surface ressemblent entièrement aux cellules génératrices ; parfois même elles leur sont rattachées d'une façon plus ou moins directe ; on peut assister à presque toutes les phases de l'introduction de ces scléroblastes dans le tissu de la plaque basale (fig. 2) ; mais au lieu de porter toujours sur des cellules isolées, cette inclusion

se produit aussi pour des paquets cellulaires, manifestant ainsi une différence du même genre que celle qui sépare de la dentine vraie des animaux supérieurs la dentine des Sélaciens, où plusieurs cellules situées à l'origine d'un canal envoient à son intérieur un faisceau de prolongements protoplasmiques.

Quel est le rôle de ces éléments? Représentent-ils simplement une tentative, vouée à l'avortement, d'édification d'un tissu osseux à cellules, ou bien remplissent-ils une fonction spéciale? Si nous nous reportons à l'architecture de la pièce qui nous occupe, à la disposition des travées ossifiées, nous voyons que, dans les parties plus anciennement formées, les travées sont minces, la substance fondamentale fibrillaire occupe de larges aréoles. La surface, au contraire, se développe comme celle des plaques basales des autres Sélaciens: en dedans d'un tissu dermique à structure bien connue, vient une zone extrêmement cellulaire, puis un tissu ossifié dû à l'activité de ces cellules. Cette partie située immédiatement au-dessous de la couche génératrice est compacte, elle n'est interrompue qu'au niveau des points où s'effectue l'inclusion d'une cellule ou d'un amas de cellules; ces éléments sont enchâssés dans la substance fondamentale à la façon des cellules osseuses; la zone de matière fibrillaire n'existe pas; elle fait son apparition un peu plus loin, mais elle commence par être très étroite, et à mesure que l'on s'éloigne, elle s'agrandit toujours (Pl. V, fig. 2, *stb*), en même temps que la cellule subit les phénomènes de régression dont nous avons parlé. *Il semble donc probable que ces cellules président à la résorption de la substance ossifiée de la plaque basale*, qu'elles amènent sa décalcification et la réduction des parties calcifiées en un feutrage fibrillaire. De cette façon la plaque basale est *transformée en un appareil creusé de cavités qui lui donnent un grande légèreté*. Les cellules qui ont joué un rôle important dans cette évolution se rapprochent donc un peu par leurs propriétés des ostoclastes; leur aspect granuleux, leur forte coloration, la présence fréquente de plusieurs noyaux, sont autant de points qui rendent plus grande encore cette analogie, ce qui ne veut pas dire du reste que l'on doive les considérer comme étant de même nature. *Mais ce qui est bien particulier au cas qui nous occupe, c'est cette fonte des cellules après qu'elles ont accompli leur fonction, et la disparition finale des éléments vivants de cette grande masse trabéculaire.*

Les boucles plus petites ont une constitution plus simple ; le tissu de la plaque basale est plus compacte ; on voit les faisceaux du derme y pénétrer pour la constituer et on peut les suivre sur une grande longueur. Un certain nombre de faisceaux ne sont pas calcifiés et présentent à leur surface les cellules que nous avons décrites. Enfin, à la partie inférieure surtout, on voit en certains points les faisceaux s'écarter et livrer passage à un certain nombre de cellules de la couche scléroblastique. Ces groupes de cellules, en vieillissant, subissent la même dégénération que ceux des boucles plus grandes que nous avons décrites en premier lieu ; mais le processus est toujours infiniment moins étendu, et la plaque reste dans son ensemble beaucoup plus compacte. On ne peut douter que l'on ait ici un point de passage des écailles placôïdes ordinaires aux formations réticulaires qui constituent les grandes boucles.

Les phénomènes auxquelles l'étude des boucles de *Raja clavata* nous a permis d'assister *nous montre encore cette tendance des formations osseuses des Poissons à se disposer sous forme d'un réseau solide et léger*. Le processus pour arriver à cette disposition est bien différent de la poussée de travées recouvertes d'ostéoblastes, mais le résultat final est le même en ce qui concerne la disposition du système ossifié ; seuls les rapports des cellules avec la substance dure varient complètement.

OSSIFICATION DANS LE CARTILAGE.

Tous les histologistes sont aujourd'hui d'accord pour reconnaître que, lorsqu'un os est représenté au début de son développement par un modèle cartilagineux, le processus qui conduit à la substitution à ce moule primitif d'une masse de tissu osseux débute par une érosion du tissu cartilagineux ; sur les parties restantes de ce dernier les ostéoblastes président à l'élaboration du tissu osseux définitif. C'est seulement depuis les travaux de MÜLLER [58], que ce mode d'ossification est admis comme une règle générale, sous le nom d'ossification néoplastique. Pour les anciens anatomistes, à l'époque que BUSCH appelle *préhistologique*, la question ne se posait pas. On savait que, dans les premiers temps du développement, aux points où devait se trouver plus tard du tissu osseux, il y avait du cartilage et on

admettait, comme la seule théorie possible, que le tissu osseux se formait par transformation progressive de l'autre.

Quand commença l'usage du microscope, l'étude de l'ossification se montra tout de suite comme très difficile. SCHWANN [39], HENLE [49], KÖLLIKER [49, 49^{bis}], MEYER [41], REICHERT, VIRCHOW [52], en Allemagne; ROUGET [56], POUCHET [64], ROBIN [64] en France; TOMES et de MORGAN [124], en Angleterre, admettaient encore la transformation directe ou métaplastique, suivant l'expression introduite par VIRCHOW. Mais, ce qui montre l'embarras dans lequel étaient ces histologistes pour expliquer la nature de cette transformation, c'est que VIRCHOW, KÖLLIKER furent obligés d'avoir recours à l'étude de cas pathologiques; ils pensaient trouver là des phénomènes plus simples et plus faciles à voir que dans l'ossification normale. Après les travaux de H. MÜLLER, puis ceux de GEGENBAUR [67^{bis}] et de WALDEYER [65], seuls LIEBERKÜHN [62], ROBIN, SAPPEY restèrent partisans de l'ancienne théorie de la métaplasie; mais ils trouvèrent peu de partisans.

Cependant, si l'on admet un développement indirect pour la plupart des os primitivement cartilagineux, il y a quelques exceptions. Il reste un certain nombre de points pour lesquels beaucoup d'auteurs pensent que l'on ne peut trouver d'autre interprétation que la transformation directe du cartilage en os. Nous reviendrons plus loin sur ce sujet.

En ce qui concerne spécialement la classe des Poissons, les travaux sur l'ossification sont beaucoup moins nombreux. WILLAMSON [51] chercha à l'étudier chez différentes espèces. C'est ainsi que, dans la nageoire pectorale du Brochet, il arriva à la conclusion que l'os se forme de deux manières: d'abord un *os chondroforme*, par calcification de la substance fondamentale du cartilage, ensuite un *os membraniforme* par calcification du péri-chondre. Il considère ainsi comme os du cartilage calcifié. H. MÜLLER [58], établit au contraire *une distinction bien nette entre le cartilage calcifié et l'os véritable*; il ne reconnut chez les poissons aucune transformation directe du cartilage en os. — BRUCH [43] parle de *cartilage ossifié*, mais il établit nettement que ce n'est pas de véritable tissu osseux, mais un tissu *sui generis* à durée de vie restreinte.

GEGENBAUR [67] montra que, chez les Téléostéens, à côté de l'os

préformé à l'état cartilagineux, la substance osseuse se développe d'abord en dehors du cartilage, dans le périchondre. Il fit encore un pas de plus et établit que l'impulsion des processus de transformation et de néoformation liés au développement du tissu osseux était donnée par le périchondre, établissant nettement ainsi quelle était la matrice du tissu osseux. — Chez *Lepidosteus* [67^{ter}], il put suivre l'ossification des *corps vertébraux cartilagineux* ; la partie médiane se vascularise, puis de l'os est déposé sur le pourtour des cavités médullaires. La vascularisation, puis l'ossification, s'avancent d'une façon continue vers la surface articulaire. D'autre part un dépôt osseux périostique entoure la vertèbre et préside à son épaissement.

SCHMIDT-MONNARD [83] étudia le développement d'un certain nombre d'os de différentes espèces de *Téléostéens*. C'est ainsi que, dans la *ceinture scapulaire du Brochet*, l'ossification débute par le dépôt d'une mince lamelle brillante, homogène, contre le cartilage ; elle est recouverte d'ostéoblastes. Plus tard le cartilage est résorbé au-dessous de l'os, et ensuite des travées osseuses se forment dans cette cavité de résorption. Un grand nombre d'os préformés à l'état cartilagineux s'ossifient de cette façon. Ils présentent entre eux des différences suivant l'état que revêt le cartilage avant sa disparition ; parfois le cartilage se calcifie, comme dans la ceinture scapulaire, le squamosum du Brochet ; d'autres fois la calcification n'a pas lieu : l'os pétreux d'*Alburnus lucidus* en est un exemple.

Mazza étudiant la régénération de la queue de *Carassius auratus* semble dire que les rayons osseux se reforment à l'état de cartilage qui s'ossifie [90].

On voit donc, à ce point de vue général, que les phénomènes de l'ossification endochondrale sont les mêmes chez les Poissons que chez les Mammifères. Le dépôt d'une couche osseuse périchondrale suivi d'une résorption du cartilage, calcifié ou non, et de l'élaboration néoplastique du tissu osseux : tels sont, dans leur ensemble, les stades classiques du processus. Si nous entrons dans les détails, nous pourrions observer une certaine variation dans la façon dont se passe ce développement.

A l'étude de l'ossification endochondrale se rattache la question de l'origine des ostéoblastes qui y prennent part. Tous les auteurs

indiquent que les cellules médullaires se transforment en ostéoblastes. Mais quels sont les rapports de la moelle avec le cartilage ? KÖLLIKER [84], LOVEN, STIEDA [72,76], STRELZOFF [73], LESER [88], STEUDENER [75], SHAFFER [88], admettent que le cartilage disparaît complètement, aussi bien la substance fondamentale que les cellules ; celles-ci dégénèrent, et ne se transforment pas en d'autres éléments vivants ; les éléments de la moelle proviennent d'un bourgeonnement du périoste. Au contraire, VIRCHOW [52], MÜLLER [58], RANVIER [89], GEGENBAUR [67^{bis}], WALDEYER [65], SHONEY [76], admettent que les cellules cartilagineuses, dégagées par la dissolution de la substance fondamentale, deviennent des cellules médullaires et ensuite des ostéoblastes. Pour LÉBOUCQ [77], les cellules cartilagineuses mises en liberté jouent un rôle très actif dans la formation de l'os. JULIN [80], rapporte et figure la transformation du cartilage en moelle par la multiplication et le changement de caractères des cellules du cartilage. VAN DER STRICHT [89] montre également la fusion de la substance cartilagineuse, tandis que les grandes cellules du cartilage sérié diminuent de taille et, prenant une forme plus irrégulière, deviennent les cellules médullaires. BRACHET [93], décrit ainsi qu'il suit le phénomène : « En se rapprochant de la ligne de résorption, on voit la substance » fondamentale se décolorer peu à peu, pour devenir incolore ; elle » ne se distingue plus que par une légère réfringence ; en même » temps les cellules deviennent moins volumineuses, leur proto- » plasma se condense, devient grossièrement granuleux, les » contours cellulaires s'accusent, la cellule ne remplit plus complè- » tement la cavité, le noyau devient plus petit, montre un reticulum » chromatogène et une membrane nucléaire nette. Ainsi, tandis que » dans la zone d'hypertrophie les cellules semblent en dégéné- » rescence, dans la zone de résorption elles ont l'aspect de cellules » plus vivantes, régénérées ; on pourrait l'appeler zone de régéné- » ration ». Plus loin, les capsules cartilagineuses sont ouvertes et les extrémités des travées de substance cartilagineuse disparaissent peu à peu, sans limite nette, en se perdant dans la moelle. Il y a plutôt une modification chimique, une fonte muqueuse qu'une résorption du cartilage. Les cellules reviennent également à une forme embryonnaire, se multiplient par mitose, perdent leur contours arrondis, s'anastomosent entre elles, et finalement forment un réseau de tissu muqueux. Immédiatement en dedans de la lame osseuse

périchondrale fondamentale, les cellules cartilagineuses régénérées s'allongent, deviennent fusiformes, s'appliquent contre la lame périchondrale et se comportent comme des ostéoblastes.

Récemment, RETTERER [98] a également décrit chez les Mammifères la transformation des cellules cartilagineuses en ostéoblastes.

SCHMIDT-MONNARD [83] n'a pas toujours pu observer, chez les Poissons, la transformation des cellules du cartilage; mais, dans certains cas il décrit leur persistance et leur chute dans la cavité médullaire où elles se mêlent aux autres et parfois deviennent ostéoblastes.

Les rapports du cartilage et de l'os présentent chez les Poissons une variété considérable, suivant les types que l'on étudie et les différentes pièces du squelette de chacun de ces types. Nous ne chercherons pas à donner une idée de la distribution de ces différentes sortes de rapports; les travaux de très nombreux auteurs ont porté sur ce sujet, et il est encore bien loin d'être épuisé. Nous nous bornerons à indiquer par quelques exemples les principaux types de relations.

Il existe d'abord de grandes portions du squelette qui restent entièrement cartilagineuses: telle est par exemple la colonne vertébrale d'*Acipenser*. D'autres fois il y a un rapprochement des parties osseuses et cartilagineuses, sans qu'elles arrivent à se toucher: les pièces osseuses s'adaptent à doubler les parties cartilagineuses, sans contracter avec elles de rapports intimes; le revêtement osseux de la tête d'*Acipenser*, les petites plaques de recouvrement des nageoires sont dans ce cas. Il peut même y avoir un rapprochement plus grand encore, comme entre l'os maxillaire inférieur et le cartilage de MECKEL chez *Lophius*, *Merlucius*, sans pourtant que les deux tissus entrent en contact. On ne peut pas comprendre véritablement les formations précédentes comme ossifications.

Dans les *apophyses neurales et hémiales* de *Protopterus annectens*, la partie centrale est constituée par un beau cartilage hyalin calcifié; cette partie centrale est entourée directement par un anneau osseux qui repose immédiatement sur elle; le cartilage et l'os sont bien distincts, la limite entre eux absolument nette. (Pl. v, fig. 3). L'os forme une lame cylindrique uniforme, recouverte d'un tissu fibreux périostique et d'ostéoblastes. Si, chez ce même animal, on étudie une pièce de cartilage ordinaire, le passage

du périchondre à grosses fibres dans le cartilage hyalin se voit très nettement; il est très brusque. Si nous nous demandons comment s'est produite l'ossification de l'épine vertébrale, nous sommes amenés à penser que la fonction chondrogène de ce tissu fibreux s'est arrêtée brusquement, pour être remplacée par la fonction ostéogène: le périchondre est devenu périoste immédiatement. Nous avons vu qu'il en est de même dans l'édification d'une pièce du squelette des Vertébrés supérieurs; le moule cartilagineux commence par être recouvert d'une croûte osseuse périchondrale. Chez *Protopterus* nous avons en somme *la persistance du stade si transitoire chez les autres Vertébrés: un noyau cartilagineux revêtu d'os, sans résorption ni remaniement d'aucune sorte du cartilage ou de l'os*. De nombreuses pièces du squelette des Poissons montrent ainsi, pendant toute leur vie une constitution fondamentale analogue: *les arcs branchiaux* d'*Acipenser*, *Esox*, des *Gadidés*; de *nombreux os du crâne* des *Gadidés*, *Esocidés*, etc., conservent cette constitution. Mais généralement il se fait une résorption du cartilage qui cède sa place au tissu osseux ou à des cavités médullaires.

Beaucoup de pièces cartilagineuses du squelette d'*Orthogoriscus mola* atteignent un degré supérieur au précédent. La partie superficielle est encore recouverte immédiatement d'une couche osseuse périchondrale, du tissu osseux particulier à ce Poisson que nous étudierons plus loin. Ensuite le cartilage se creuse d'un certain nombre de larges canaux à l'intérieur desquels se dépose le tissu osseux. Les canaux restent toujours éloignés les uns des autres, parfois même à une assez grande distance (Pl. VII, fig. 8). Dans les parties de ces canaux où la résorption cartilagineuse s'effectue encore et où le tissu osseux n'a pas commencé à se montrer, on peut, sur le bord de la cavité, suivre le passage progressif du tissu médullaire au cartilage. La substance fondamentale disparaît par une sorte de fonte, et les cellules du cartilage, libérées, sont anastomosées avec celles du tissu médullaire. Mais, dans la pièce ainsi constituée, le tissu cartilagineux continue à garder une prédominance considérable sur l'os néoformé. L'expression de système intermédiaires, appliquée aux restes du cartilage, désignerait la plus grande partie de l'organe.

L'épiphyse des os longs des Mammifères se creuse également de

canaux médullaires ; il en est de même des corps vertébraux cartilagineux en voie de développement de *Lepidosteus*. Mais ce ne sont là que des stades transitoires. Ici, au contraire, cet état est permanent, on le retrouve pendant toute la vie de l'animal.

Généralement, quand il se fait de l'ossification endochondrale, la destruction du cartilage est poussée beaucoup plus loin, et cela chez les groupes les plus inférieurs chez lesquels on rencontre l'ossification endochondrale. Il nous semble donc que, chez la Mole, l'état rudimentaire auquel s'arrête le développement de l'os n'est pas la persistance d'un état primitif ; mais c'est peut-être un ralentissement du phénomène, une sorte de lassitude, pour ainsi dire, due à l'inutilité que l'état particulier du tissu osseux de ce Poisson donne à cette ossification.

Les vertèbres de *Lepidosteus osseus*, après les états jeunes étudiés par GEGENBAUR, constituent un bon exemple d'ossification continue. On sait que ces vertèbres, par une particularité unique chez les Poissons actuels, s'articulent par des têtes et des cavités recouvertes de cartilage (fig. 3). Chacune de ces vertèbres, avec ses

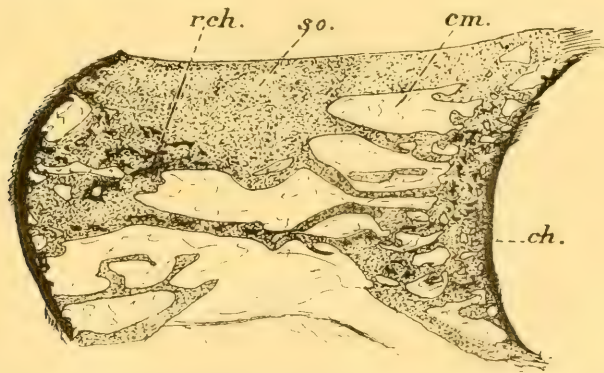


FIG. 3. — Coupe sagittale d'une vertèbre de *Lepidosteus osseus* ; *ch.* cartilage articulaire ; *rch.* restes de cartilage ; *so.* substance osseuse ; *cm.* cavité médullaire

deux extrémités cartilagineuses, présentant une croissance que l'on peut considérer comme illimitée, a une certaine analogie avec un os long de Batracien. Les deux surfaces articulaires sont reliées par un tissu fibreux, chondroïde ; celui-ci est, sinon identique, au moins assez semblable au tissu fibreux que VAN DER STRICHT a décrit à la surface articulaire des cartilages épiphysaires des Oiseaux [99].

Ce tissu, lâche au milieu de l'espace intervertébral, passe progressivement à du cartilage vrai (fig. du texte 3, *ch.*). Celui-ci n'a qu'une faible épaisseur, car il se calcifie bientôt très fortement.

Si on examine alors le côté interne du cartilage calcifié, on assiste aux phénomènes de la résorption. Ce processus est irrégulier dans ses détails, quoique, à première vue, l'épaisseur assez régulière du cartilage articulaire pourrait faire croire à l'existence d'une véritable ligne d'ossification. Les capsules cartilagineuses, qui ne sont pas sensiblement modifiées, s'ouvrent sous l'action de la moelle. L'insuffisance de la fixation des tissus que nous avons à notre disposition et la petitesse des éléments faisaient très difficile l'examen des fins détails de cette résorption, que l'état de maturité sexuelle de notre exemplaire devait rendre très peu importante. Mais le résultat est que le cartilage se trouve détruit en grande partie par des canaux médullaires qui se creusent irrégulièrement un chemin en suivant les capsules cartilagineuses, puis en s'élargissant. Du tissu osseux se dépose ensuite, et, dans les intervalles de ces dépôts osseux, persistent les restes du cartilage qui n'a pas été détruit *r. ch.*: c'est-à-dire en grande partie des travées de substance fondamentale, irrégulière par suite de l'ouverture des capsules; parfois, dans les noyaux volumineux, quelques capsules non encore ouvertes ont conservé leurs cellules. La vertèbre s'accroît ainsi et les remaniements ultérieurement sont peu considérables. Aussi ces systèmes intermédiaires cartilagineux persistent-ils longtemps, probablement même une partie d'entre eux pendant toute la vie de l'animal et on les *retrouve jusque dans la région tout à fait médiane de la vertèbre.*

*Dans les vertèbres de nombreux Physostomes, la base des arcs inférieurs, au niveau de son insertion sur le double cône vertébral, conserve l'état cartilagineux pendant toute la vie de l'animal (fig. du texte 4, *ch.*). Cette portion cartilagineuse a à peu près la forme d'une calotte de sphère, ou plutôt d'ellipsoïde, appuyée par sa base convexe sur le tissu osseux périocardal, et dont la face concave, servant de base à l'arc vertébral, s'ossifie d'une façon continue. Le bord de la calotte correspond à la surface libre de la vertèbre, à la ligne suivant laquelle l'arc pénètre dans le corps vertébral. Le tissu fibreux périostal s'insère là à la fois sur le corps vertébral, l'arc et le bord cartilagineux, qui, par là, peut s'accroître pendant toute la*

vie de l'animal. La surface externe de cette calotte cartilagineuse, appuyée sur le tissu osseux et sur laquelle nous reviendrons plus



FIG. 4. — Coupe transversale d'une vertèbre de *Cyprinus carpio* ; *ch.* cartilage de la base des arcs inférieurs.

loin, est fortement calcifiée ; en dedans, la calcification se réduit en grains isolés, puis disparaît. On a alors un tissu cartilagineux hyalin ordinaire. Dans certains cas, chez *Cyprinus carpio*, par exemple, les cellules de ce cartilage sont très allongées et disposées en files dirigées vers la surface interne. Ces files de cellules pourraient à première vue rappeler le cartilage sérié des Mammifères ; mais elles en diffèrent fondamentalement, au contraire, par l'allongement de ces cellules. Du reste, chez les Mammifères, cette disposition du cartilage est produite surtout par l'activité de multiplication des cellules, activité due à l'accélération des phénomènes de développement. Ici, au contraire, l'accroissement est continu, mais lent. Chez *Salmo salar*, *Alosa finta*, nous n'avons pas pu trouver une pareille disposition des cellules. — En se rapprochant de la surface interne, on observe de nouveau de la calcification du cartilage, calcification qui débute par des grains, puis devient homogène. Chez les Cyprinidés, elle se conserve parfois jusqu'au niveau de la disparition du cartilage.

Les phénomènes de la résorption du cartilage sont bien nets chez *Alosa finta*, *Leuciscus albidus*. Chez ce dernier Poisson, la zone interne montre des cellules à protoplasma gonflé, hypertrophiées, pour employer l'expression des auteurs qui décrivent cet état chez les Vertébrés supérieurs (Pl. v, fig. 4). Cette hypertrophie n'est d'ailleurs pas considérable ; les cellules ainsi modifiées sont rondes, nullement disposées en files. En se rapprochant de la surface interne, les cellules se modifient ; leur protoplasme devient plus dense, plus opaque ; au lieu de se colorer

d'une façon analogue à la substance fondamentale du cartilage, il prend au contraire l'aspect des cellules médullaires; il se teint en rose par l'éosine hématoxylique, en bleu par la safranine et le bleu d'aniline (méthode de GARBINI) (Pl. v, fig. 4 et 5, *cehr*). En même temps la substance intercellulaire se décolore peu à peu. Enfin, en arrivant sur le bord même de résorption on voit un certain nombre de capsules cartilagineuses s'ouvrir, et les *cellules deviennent de ce fait cellules médullaires*. En général cette transformation se fait lentement, on ne voit pas de phénomènes de multiplication dans les cellules du cartilage; parfois pourtant on en rencontre deux dans la même capsule. *La substance fondamentale disparaît peu à peu par une sorte de fonte*. Parfois, comme la moelle n'est pas complètement muqueuse, mais formée d'un tissu conjonctif lâche à fibres fines, on voit la substance cartilagineuse se résoudre en fibrilles qui se mêlent à celles du tissu médullaire. Chez *Alosa finta*, la moelle qui recouvre la zone de fonte cartilagineuse est assez dense (Pl. v, fig. 4), les cellules sont abondantes. Chez les *Cypri-nidés* elles sont au contraire plus rares (Pl. v, fig. 5). On n'observe pas de cellules à noyaux multiples au niveau de cette zone; les vaisseaux ne sont pas non plus très abondants, ni très volumineux; on ne les voit pas s'appliquer sur la surface à détruire. La fonte semble bien être un phénomène dû à l'activité propre des cellules du cartilage, les vaisseaux n'agissant que comme un élément de nutrition de ces cellules et à distance. Cette ligne d'érosion n'est pas absolument régulière et tout le cartilage n'est pas détruit; il en reste de gros noyaux au milieu de la cavité médullaire, parfois calcifiés sur leurs bords et hyalins à leur centre. Le dépôt osseux s'effectue faiblement sur le fond de la calotte; il protège alors dans ce cas contre la destruction les parties où il se forme; il est alors le point de départ des noyaux de cartilage intramédullaires. Ceux-ci sont en grande partie recouverts d'os; ensuite ils se résorbent plus ou moins rapidement et finissent par disparaître, de sorte que la partie centrale de la cavité de résorption finit par être occupée par de la moelle et quelques travées osseuses. Les parties latérales de la calotte se recouvrent aussi d'un dépôt osseux.

On n'observe donc nullement ici de phénomènes pouvant être considérés sérieusement comme ossification directe. Le cartilage est toujours résorbé. Parfois le phénomène est irrégulier, peu net, mais on n'aurait pas le droit de l'interpréter autrement. La principale

difficulté que l'on rencontre parfois est la suivante : lorsque le cartilage subit sa fonte de substance, le phénomène n'est pas brusque et s'accomplit sur une largeur assez grande ; quand il y a ossification, le phénomène de fonte peut être arrêté brusquement et la calcification commence : la partie la plus rapprochée des ostéoblastes étant du tissu muqueux fibrillaire se transforme en os vrai ; mais plus profondément le tissu est intermédiaire entre du tissu muqueux et du cartilage ; *il y a alors une pénétration intime de cartilage et d'os, mais sans qu'il y ait transformation de l'un dans l'autre*. Enfin la substance cartilagineuse et les cellules renfermées dans le tissu osseux peuvent dégénérer, perdre leurs caractères distinctifs et prêter là à quelque confusion sans qu'il y ait ossification véritable. SCHAFFER a déjà décrit cette dégénérescence du cartilage dans le maxillaire inférieur [88].

Dans la tête articulaire du maxillaire inférieur de Tetrodon reticulatus, le cartilage, à sa superficie, offre l'aspect d'un péri-chondre peu colorable en violet par l'éosine hématoxylique, à cellules allongées parallèlement à la surface. Puis vient une zone de grandes cellules à protoplasma réticulaire, ensuite des cellules aplaties. Enfin la plus grande partie est formée de cellules ovales, allongées, petites, très écartées.

En approchant de la surface d'érosion qui est très irrégulière, le cartilage se calcifie : le dépôt s'effectue d'abord par petits grains, puis par sphères plus volumineuses qui augmentent de taille (Pl. v, fig. 8) ; ces grains peuvent se former isolément au milieu de la substance fondamentale, ou au contraire avoir pour centre une des cellules du cartilage. Ces sphères s'agrandissent et confluent peu à peu en grandes masses calcifiées. Mais la surface d'érosion n'est pas complètement constituée par ce cartilage calcifié ; c'est même surtout sur les parties recouvertes déjà d'os que la calcification atteint sa plus grande intensité (Pl. v, fig. 6). La surface de destruction du cartilage peut donc présenter une substance presque hyaline ou renfermant des grains calcaires plus ou moins gros, ou complètement calcifiée.

La portion de la moelle qui avoisine cette surface est richement vascularisée. Dans les parties les plus hyalines, les vaisseaux n'arrivent pas au contact de la substance cartilagineuse, ou seulement d'une façon restreinte ; on observe une fonte progressive de

la substance fondamentale dans celle de la moelle [Fig. 7]. Les cellules cartilagineuses, peu abondantes et qui n'ont pas changé de constitution depuis le milieu de la tête articulaire se transforment probablement en cellules médullaires, car on ne les voit nullement dégénérer; mais elles sont si rares qu'il est difficile de voir le fait se produire. Dans les parties entièrement calcifiées, le rôle le plus important dans la résorption est dû aux chondroclastes (Pl. v, fig. 8), et aux vaisseaux; ceux-ci assez volumineux, nombreux, un peu gonflés à leur extrémité, s'accolent contre le cartilage calcifié, comme cela se voit chez les Vertébrés supérieurs (Pl. v, fig. 6); les chondroclastes sont aussi abondants, de tailles et de formes variées, avec un nombre plus ou moins grand de noyaux (fig. 8). Certains montrent manifestement avec la paroi des vaisseaux les rapports intimes qui leur ont été décrits (voir BRACHET [93]).

De grands îlots de cartilage calcifié en masse sont isolés dans la moelle, entourés de toute part par du tissu osseux. Ces îlots sont presque toujours en quelqu'un de leurs points attaqués par les cellules à noyaux multiples; c'est pourquoi l'on rencontre de très petits îlots cartilagineux isolés, parfois une simple sphère ayant pour centre une cellule et entourée d'os. Dans certains cas le dépôt osseux s'effectue sur la surface même d'érosion, la protégeant ainsi pendant quelque temps. Finalement la plus grande partie du cartilage disparaît, et le tissu osseux endochondral subit lui aussi le même sort, au moins en grande partie. *Il est remplacé par le tissu osseux périchondral qui s'avance sous forme de travées à la place qui était occupée par le précédent, remplaçant ainsi par de l'os formé directement une partie édifiée par ossification indirecte.* Nous ne pensons pas que cette substitution existe chez les Vertébrés supérieurs, et elle nous semble être le résultat de la constitution particulière du tissu osseux de *Tetrodon*.

Dans l'os hypotympanique d'Amia calva, la tête articulaire, composée d'une masse cartilagineuse se colorant en rose par l'éosine hématoxylique, se calcifie par grains ou sphères à une faible distance de la ligne d'ossification. Chez l'exemplaire que nous avons étudié, l'ossification est très peu active et la plus grande partie de la surface d'ossification est recouverte d'os. En d'autres points le cartilage n'est pas calcifié et se fond dans la substance médullaire;

ailleurs, c'est le cartilage calcifié qui disparaît ainsi, mais à un degré beaucoup moindre.

Nous pourrions ainsi multiplier les exemples d'ossification enchondrale, mais il ne nous semble pas que cela soit nécessaire. Les différents procédés de disparition du cartilage et de son remplacement par de l'os ne diffèreraient pas essentiellement de ceux que nous avons passés en revue. Nous avons pu constater ainsi qu'ils sont *fondamentalement les mêmes que dans l'ossification chez les oiseaux ou les Mammifères*. Nous pourrions ajouter aussi, d'après les quelques observations que nous avons pu faire, *qu'il en est de même chez les Batraciens et les Reptiles (Crocodyle)*. La différence principale, c'est la faible part que les vaisseaux prennent en général à la résorption. Il est vrai que la croissance n'est pas très rapide, chez un animal âgé, comme ceux qui nous ont servi ; mais chez un Crapaud ou une Grenouille, où les conditions de croissance continue sont réalisées comme chez les Poissons, les vaisseaux occupent une place plus considérable que chez ces derniers ; ils sont cependant moins volumineux et moins rapprochés du cartilage que chez les Vertébrés à sang chaud. Nous avons vu aussi, réunis sur une même pièce, les différents modes de résorption, soit par fonte graduelle du tissu, soit par son attaque active de la part des ostoclastes ou des vaisseaux.

Ce qui est plus spécial aux Poissons, c'est l'imperfection ultérieure des processus de remaniement, *imperfection qui amène certains restes de cartilage à persister pendant toute la vie de l'animal*, ainsi que nous l'avons montré pour les vertèbres de *Lepidosteus*. On observe un état analogue dans les os longs des Batraciens ; l'os médullaire et l'os périostique restent séparés par une mince couche de substance fondamentale du cartilage ; mais chez les Vertébrés supérieurs on ne trouve rien de semblable.

SCHAEFFER a montré que, dans la tête articulaire du maxillaire inférieur, le cartilage est résorbé d'abord par les chondroclastes, plus tard par les vaisseaux. Chez les Poissons le rôle des vaisseaux est subordonné, celui des chondroclastes plus important, la fonte cartilagineuse encore davantage. *A ce point de vue les os des Poissons correspondent à un stade primitif ; par leurs systèmes intermédiaires cartilagineux ils représentent aussi un état primitif*. Mais, en somme, ce ne sont que des différences de degré.

OSSIFICATION MIXTE.

Dans un certain nombre de points du squelette, la multiplicité des tissus et leur groupement réciproque sont tels que la plupart des auteurs ont cru devoir admettre un développement métaplastique de l'os aux dépens du cartilage. C'est ce que firent AEBY [58] pour la symphyse du pubis; KLEBS [74] pour l'ossification chez les Reptiles; GEGENBAUR [67^{bis}] pour le frontal du jeune Veau et la trachée des Oiseaux; KÖLLIKER [84] pour les bois de Cerfs; STRELZOFF [73, 76] pour l'épine de l'omoplate et le maxillaire inférieur. Dans les bois des Cervidés, LIEBERKÜHN [63] pense que le cartilage hyalin se transforme en tissu osseux spongieux sans résorption préalable; GEGENBAUR et KÖLLIKER confirment ce fait. H. MÜLLER [58], au contraire, soutint que, si l'on avait un mélange d'os et de cartilage, les deux tissus restaient cependant bien indépendants. LANDOIS va même jusqu'à dire que le développement en est entièrement périostal [65, 65^{bis}]. D'autre part VIRCHOW [52] admettait le passage des uns aux autres de l'os, du cartilage, du périoste et de ses trois espèces de moelles, et une école d'anatomo-pathologistes se formait autour de lui: VOLKMAN avait observé dans un sarcome malin le passage direct de l'os à un tissu à cellules fusiformes; ZIEGLER [78] admet que le cartilage rachitique aussi bien que le cal s'ossifient par métaplasie; mais il ne se limite pas à la pathologie et essaie d'étendre à l'ossification normale le développement métaplastique; il admet que c'est la règle pour les parties qui reposent directement sur de l'os périostal, comme la tubérosité du radius, la clavicule, les bois, l'épine de l'omoplate. Pour KASSOWITZ [81], la métaplasie joue un très grand rôle et existe même dans l'ossification endochondrale.

C'est pour le maxillaire inférieur que les études sur l'ossification furent le plus nombreuses et le plus attentives. Pour STRELZOFF [73, 76], son ossification est entièrement directe; GEGENBAUR y admet aussi de la métaplasie [67^{bis}]; LIEBERKÜHN [63, 64], KLEBS [74], HAAB [75], BAUMÜLLER [79] KASSOWITZ [81], MASQUELIN [78], JULIN [80] sont de cet avis. MASQUELIN, JULIN voient des passages entre les deux modes d'ossification. BRUCH pense au contraire qu'aussitôt après sa formation, le noyau cartilagineux du maxillaire inférieur s'ossifie sensiblement comme un os en voie de croissance ordinaire.

Pour STIEDA [72, 76] les noyaux cartilagineux accessoires n'ont qu'une signification provisoire; il n'y a pas plus là qu'ailleurs de passage du cartilage à l'os. STEUDENER [116] n'a pas pu voir d'ossification métaplastique, mais il reconnaît que la marche irrégulière de l'ossification endochondrale peut donner l'illusion d'une transformation directe du cartilage.

Enfin SCHAEFFER [88], dans une étude approfondie, décrit les aspects que l'on trouve particulièrement dans la tête articulaire et l'apophyse coronoïde au cours de leur développement. Les noyaux cartilagineux qui apparaissent d'une façon transitoire, au cours du développement de ces parties, et disparaissent dans l'ossification naissent aux dépens du même tissu embryonnaire que le tissu ostéogène des premières lamelles osseuses du maxillaire inférieur. L'os chondroïde qui forme ces lamelles et le tissu cartilagineux des jeunes noyaux présentent entre eux beaucoup de rapports, mais ils se différencient ensuite dans des sens différents, et les tissus osseux et cartilagineux ne passent pas de l'un à l'autre. Certains aspects pourraient être interprétés d'une façon contraire. Ainsi, sur les coupes frontales, le cartilage de l'apophyse coronoïde forme une traînée longue et étroite, revêtue, sauf à sa pointe, d'une croûte osseuse et d'ostéoblastes; la surface du cartilage n'étant pas régulière, on voit des cellules ou des groupes de cellules qui semblent isolés dans la substance osseuse et pourraient donner l'illusion d'une métaplasie. Il en est de même pour la lamelle osseuse qui recouvre les côtés du cartilage de la tête articulaire. D'autre part, en se dirigeant des noyaux cartilagineux vers l'os, on passe, par le cartilage calcifié, d'une manière insensible à l'os, en vertu de leur commune origine. Enfin, au début, la résorption de ces noyaux cartilagineux, irrégulière, isolant de petits amas contenant des cellules, peut donner lieu à de fausses interprétations. On a ainsi toute une série de faits qui ont pu être considérés à tort, comme des phénomènes de métaplasie.

Pour ce qui est des autres classes de Vertébrés, KLEBS [51] chez les Reptiles, dit que l'ensemble des formations osseuses se fait par métaplasie. Nous avons constaté chez le Crocodile qu'il n'en est rien.

D'après KASTCHENKO [8] chez les Batraciens, dans les os longs, les travées cartilagineuses, laissées par la résorption sont d'abord recouvertes d'os néoplastique, puis elles achèvent de s'ossifier par

métaplasie; les premiers débuts de la lamelle périostale ont lieu d'une façon intermédiaire à la néoplasie et à la métaplasie. Dans les os longs de *Bufo vulgaris*, nous n'avons vu aucun phénomène que l'on ne pût interpréter comme ossification endochondrale indirecte.

SCHMIDT-MONNARD [83] dans le squamosum du Brochet décrit à la partie inférieure, contre l'hyomandibulaire, un cartilage à substance fondamentale fibrillaire qui s'ossifie *in toto* par sclérose de cette substance intercellulaire.

Nous ne discuterons pas les théories sur l'ossification du maxillaire inférieur, de l'épine de l'omoplate, etc. Les questions qu'elles soulèvent sont trop importantes pour être abordées d'une façon accessoire au cours d'un travail sur un autre sujet. Nous n'en avons fait nous-même que peu de préparations, et nous ne pourrions pas avoir d'opinion assez solidement établie. Nous nous bornerons à voir si les figures que nous rencontrerons présentent quelque analogie avec les descriptions de quelques-uns des auteurs dont nous venons de parler, et nous chercherons quelle interprétation nous pourrions en donner.

Les arcs branchiaux ont, chez les Téléostéens, une origine cartilagineuse; mais chez l'adulte, la structure de ces arcs est essentiellement variable, suivant les groupes considérés: parfois ils restent toujours cartilagineux (Orthogoriscus); parfois ils sont entourés d'un manchon ostéoïde; parfois enfin le cartilage subit l'ossification endochondrale. Le cas intermédiaire se présente sous une forme intéressante chez les Gadidés (Pl. VI, fig. 1). Comme dans les apophyses vertébrales de Protopterus, l'ossification est due au changement des propriétés du périchondre qui prend la valeur de périoste: or ce changement n'est pas ici tout à fait brusque. Si nous observons par exemple la coupe transversale d'un arc branchial de Merlangus pollachius, à un grossissement suffisant, nous ne distinguons pas une limite nette entre les deux substances cartilagineuse et osseuse (Pl. VI, fig. 2); il y a une transition qui, pour être assez rapide, n'en existe pas moins. Entre la substance fondamentale du cartilage et le tissu ostéoïde, il existe une zone mixte, dont les caractères tiennent des deux autres. Les cellules cartilagineuses, qui, dans toute l'étendue du noyau central, sont de belles cellules rondes ou ovales, d'un aspect bien vivant et bien vigoureux, et deviennent, en approchant de la périphérie, plus aplaties se montrent

sur une coupe transversale ovales, allongées et enfin, dans la zone mixte dont nous parlions tantôt, elles deviennent très minces (*cchp*) ; elles présentent un état beaucoup plus réduit que dans le reste, comme si cette zone, participant des propriétés de la substance ostéoïde, était peu favorable au développement de cellules à son intérieur.

Chez *Esox lucius*, dont les os sont formés par de la substance ostéoïde mais qui est un Physostome, et par conséquent voisin de Poissons dont les os contiennent des cellules, le passage du cartilage central à l'os périphérique est encore moins rapide, la transition se fait plus lentement, entre les deux substances fondamentales, et sur une certaine étendue, on ne saurait réellement dire si l'on a à faire à l'une plutôt qu'à l'autre ; enfin, dans la partie de l'os, déjà bien caractérisé, qui est la plus voisine du cartilage, on voit quelques rares cellules très aplaties, apparaissant sur la coupe transversale comme de petites cellules fusiformes très étroites. Elles n'ont pas de capsule du tout, ni aucun caractère cartilagineux ; elles sont bien réellement des cellules osseuses, dont elles ont même la disposition aplatie. Mais il est impossible de ne pas admettre que leur existence n'est pas due à la présence du cartilage, et qu'il n'y a pas une sorte de *persistance des propriétés du périchondre*, se traduisant par la formation de ce tissu mixte.

Nous avons dit que la partie périphérique de la corne frontale de *Chimæra monstrosa* était constituée par une couche osseuse très rudimentaire à la fois par sa structure et son mode d'accroissement ; la région centrale est cartilagineuse. Ce cartilage est très peu colorable ; ce tissu passe à sa partie externe à un fibrocartilage (Pl. VI, fig. 3 et 4) ; la substitution n'est du reste pas brusque ; on distingue d'abord quelques faisceaux isolés ou groupés, qui courent au milieu de la substance fondamentale, et s'y résolvent en fibrilles (Pl. VI, fig. 4) ; puis ces faisceaux deviennent plus abondants et séparent de petits groupes de cellules encapsulées, noyées dans de la substance cartilagineuse. Enfin des cellules se montrent isolées, entourées seulement d'une petite zone de chondrine, celle-ci pouvant être limitée à la capsule. On voit enfin des cellules encapsulées et rétractiles, mais n'ayant plus aucune réaction cartilagineuse ; d'autres, au contraire, non rétractiles, mais prenant une teinte qui semble indiquer qu'elles sont imprégnées de substance

cartilagineuse, sans que l'on puisse leur assigner une membrane bien nette. Enfin, en nous dirigeant encore plus vers l'extérieur, nous voyons augmenter le nombre des cellules rappelant par quelques particularités les cellules osseuses véritables, ramifiées quelque peu. Le cartilage aussi bien que la zone intermédiaire sont calcifiés; les faisceaux fibreux sont ossifiés. Il y a donc un passage graduel du cartilage à l'os, passage qui se traduit par la persistance d'un mélange intime des deux tissus sur leur limite. Rien n'autoriserait à conclure que le tissu cartilagineux se transforme en tissu osseux, puisque ce dernier recouvre le cartilage et s'accroît par l'extérieur; on pourrait tout aussi bien, alors, interpréter la structure en question comme une transformation du tissu fibreux ossifié en cartilage; il nous semble plutôt que l'on doit admettre seulement un changement dans les tendances physiologiques du tissu fibreux d'enveloppe de la pièce que nous étudions; dans ce tissu se formait primitivement du cartilage; actuellement il s'y développe de l'os. *A un moment donné, il y a eu une sorte de phase d'indécision, où le tissu est mixte.*

Nous avons étudié l'ossification endochondrale de *la tête articulaire du maxillaire inférieur de Tetrodon reticulatus*. Les phénomènes qui se passent sur ses parties latérales vont maintenant attirer notre attention. La région périphérique du noyau cartilagineux persiste assez longtemps (Pl. v, fig. 6), comme il en est pour les os longs des Batraciens; mais ici la forme du cartilage persistant est celle d'un tronc de cône, et non d'un cylindre. De plus, ce n'est pas seulement un manchon de substance fondamentale, mais il y a une certaine épaisseur, avec des cellules. La surface externe est recouverte d'os périostique. Mais cette surface est loin d'être unie et régulière; quelques cellules cartilagineuses font saillie en dessus de la masse générale; quelques-unes sont isolées au milieu de la substance fondamentale osseuse, caractérisées par leur capsule cartilagineuse (Pl. vi, fig. 5); enfin il en est quelques-unes qui sont à peine déterminées comme cellules cartilagineuses, leur capsule est à peine marquée; il y a aussi quelques cellules osseuses au niveau des dernières ou un peu plus extérieurement.

Si, suivant la travée cartilagineuse, nous approchons du tissu fibreux générateur, on voit que le passage du périchondre, recouvrant

la tête articulaire, au périoste, n'est pas brusque et sans intermédiaire, mais graduel. Les tissus osseux ou cartilagineux jeunes se ressemblent beaucoup, passent de l'un à l'autre sans qu'on puisse faire de distinction. Certaines cellules du tissu générateur sont encore englobées au milieu de la substance osseuse et y revêtent les caractères de cellules cartilagineuses, et c'est ce qui explique la présence de pareils éléments le long de la travée cartilagineuse. Certaines de ces cellules n'arrivent pas à se différencier aussi nettement que les autres, et c'est ce qui cause les variétés d'aspect qu'elles présentent.

Ainsi donc le tissu fibreux générateur présente une région mixte où il n'est bien franchement ni périochondre ni périoste, et où son produit participe également de l'os et du cartilage. Cette zone présente fixés les caractères qui n'apparaissent que d'une façon transitoire dans les deux premiers cas que nous avons étudiés. Dans ceux-ci, le tissu formateur subissait une évolution, ici il conserve ces mêmes propriétés, mais ces propriétés diffèrent suivant le point que l'on considère. En allant de la tête articulaire vers le corps de l'os, on retrouve les stades qu'a parcourus le périoste des arcs branchiaux du Brochet.

La calotte cartilagineuse permanente des bases des arcs vertébraux inférieurs des Cyprinidés présente sur sa surface externe des particularités analogues à celles de la pièce précédente (Pl. VI, fig. 9). Le tissu fibreux qui s'insère sur le bord d'accroissement de cette calotte cartilagineuse passe latéralement au périoste vertébral. Au niveau du passage, les propriétés du tissu générateur sont encore mixtes et se traduisent par une modification analogue à celle observée chez *Tetrodon reticulatus*, quoique moins nette. En effet, le cartilage n'est pas séparé de l'os par un trait partout net et continu, le cartilage montre des sortes de dentelures qui s'avancent dans le tissu osseux; on voit aussi de petits îlots cartilagineux noyés au milieu de l'os; enfin on rencontre un assez grand nombre de cellules cartilagineuses complètement isolées dans l'os, caractérisées par un petit nuage de substance fondamentale cartilagineuse, ou simplement par la nature de leur capsule dans laquelle le corps cellulaire est rétractile. En certains points nous avons rencontré des cellules étoilées, à trois ou quatre branches, plus comparables, par conséquent à des cellules osseuses qu'à des cellules cartilagineuses, mais dont

la périphérie était marquée par un trait net, dont la coloration indiquait bien nettement la nature cartilagineuse (Pl. VI, fig. 10).

La signification de cette zone limite est la même que celle de la tête articulaire de *Tetrodon*; c'est une *substance intermédiaire à l'os et au cartilage*, produite par un tissu fibreux qui tient aussi du périchondre et du périoste.

On sait que les pièces squelettiques qui soutiennent les *lamelles branchiales des Poissons* présentent en leur milieu une lamelle cartilagineuse; celle-ci, au point d'insertion de la lamelle sur la branchie, s'élargit de façons variables suivant les espèces que l'on considère. Ce cartilage est formé uniquement de cellules bien développées à substance fondamentale réduite à leurs capsules (Pl. VI, fig. 6 et 7). C'est le type si répandu chez les Cyclostomes, décrit par RENAULT comme *cartilage à stroma capsulaire*, tandis que MÜLLER, LEYDIG, KÖLLIKER l'appellent « *Zellige Knorpel* » et que STUDNICKA (1) le désigne sous le nom de « *Parenchymknorpel* ». Pourtant, chez certains types, les parois cellulaires peuvent devenir un peu plus épaisses, et l'on a plutôt un cartilage hyalin à substance fondamentale peu développée.

Si nous faisons sur une coupe transversale l'étude d'une de ces lamelles, nous voyons que la partie centrale est formée par une masse arrondie de ce cartilage à stroma capsulaire (*nach*); les cellules y sont étroitement pressées les unes contre les autres, de sorte que la substance fondamentale forme un réseau à mailles polyédriques. Sur ses côtés interne et externe, il passe à une lamelle cartilagineuse plus mince et plus étendue, en général, du côté externe que du côté interne. Chez *Trachypterus* la lamelle reste entièrement cartilagineuse. Chez *Acipenser ruthenus*, ce squelette cartilagineux continue longtemps à s'accroître et se calcifie; plus tard, à sa périphérie, les caractères cartilagineux de sa substance fondamentale disparaissent, les cellules sont un peu comprimées. Chez *Orthogoriscus mola* il en est à peu près de même. Chez la plupart des Poissons osseux, le squelette axial cartilagineux doit céder son rôle de soutien à des parties ostéoïdes (*horny rods*, de GUNTHER). Cette substance ostéoïde se dépose surtout sur les parties supérieure et inférieure du cartilage.

(1) STUDNICKA : Ueber Histologie und Histogenese des Knorpels der Cyclostomen *Arch. für Mikr. Anat.*, 1897.

Les lamelles interne et externe se prolongent jusqu'à la périphérie de la pièce squelettique et leur couche génératrice se confond avec le périoste de l'ensemble. Ces lamelles sont encore formées du cartilage à stroma capsulaire, mais non pas comprimé, comme dans la baguette centrale (*che*) ; au contraire, les cellules ont des contours arrondis, mais sont allongées dans le sens de la lamelle branchiale ; elles sont, de plus, un peu aplaties, de telle sorte qu'elles se montrent, sur une coupe transversale, comme de petites cellules rondes ou un peu ovales, et sur les coupes longitudinales elles sont au contraire fusiformes, parfois très allongées. De plus elles ne sont pas très étroitement serrées les unes contre les autres, elles sont même parfois assez écartées, et, comme leur substance fondamentale cartilagineuse est limitée à la capsule, elles sont séparées les unes des autres par de la substance ostéoïde. Vers la partie externe, cette lamelle cartilagineuse très mince n'a guère que l'épaisseur d'une cellule (Pl. VI, fig. 6), et l'on ne voit sur les coupes transversales qu'une sorte de chapelet de cellules cartilagineuses, isolées en certains points dans la substance ostéoïde. Le côté interne de la lamelle est un peu plus large ; si nous l'étudions par exemple chez *Mullus surmuletus*, nous trouvons qu'elle présente plusieurs rangs de cellules. Ces cellules sont parfois très éloignées de la masse principale ; elles peuvent être très aplaties, peu distinctes (*chhd*) ; la capsule devient de moins en moins nette et finit par disparaître complètement, en passant par des stades où l'on ne voit autour de la cellule qu'une très mince membrane présentant les réactions de la chondrine. Le protoplasma et le noyau deviennent clairs, peu distincts. Considérées par rapport à la masse cartilagineuse principale, ces cellules ont l'air de s'égrainer dans la substance ostéoïde, et de subir en même temps une dégénérescence, une sorte de fonte graduelle, de leur capsule d'abord, de leur corps cellulaire ensuite.

Pourrait-on admettre que ces aspects sont dus à l'ossification directe du cartilage, par transformation en tissu ostéoïde de sa substance fondamentale tandis que les cellules subiraient une atrophie progressive et une disparition finale ? Il nous semble que cette opinion ne peut pas se soutenir. La substance fondamentale de ce cartilage est réduite à ses capsules, tandis qu'elle forme toute la masse dans le tissu ostéoïde. De plus, la partie cartilagineuse centrale présente le même diamètre sur toute sa longueur

la partie proximale, formée à un âge plus jeune, ne pourrait pas avoir été plus large. La membrane squelettogène, primitivement périchondre, a perdu ses propriétés pour devenir périoste, sauf sur ses bords interne et externe, en des zones très limitées. Cette démarcation n'a pas pu être bien nette; le périoste n'a pas perdu complètement les propriétés primitives du périchondre, et il produit de temps en temps une cellule qui peut acquérir une capsule, ou rester incomplète; le périchondre n'a pas non plus une activité continue, et parfois il produit de la substance ostéoïde. Les quelques cellules dépourvues de capsule ont la même matrice que le cartilage, et, considérées à ce point de vue on doit les rapprocher de ce tissu; mais, rigoureusement parlant, c'est aussi de l'os, puis qu'il y a même constitution de la substance fondamentale et même présence de cellules. *Il est évident que nous avons ici un point de contact entre les deux espèces de tissus.*

Si nous considérons maintenant la partie élargie, par laquelle ces lamelles s'insèrent sur l'arc branchial, nous verrons des phénomènes du même ordre, mais compliqués à cause de la forme irrégulière qu'y présente le cartilage (Pl. VI, fig. 8). En certains points le cartilage arrive jusqu'au niveau de la couche ostéogène et là il a une croissance continue. Dans les parties intermédiaires le péri-chondre est au contraire devenu périoste et forme de la substance ostéoïde; on observe encore dans cette substance diverses sortes de cellules calcifiées, comme celles que nous avons décrites tout à l'heure, (*cchd*).

Le tissu intermédiaire que nous venons de rencontrer est constitué par de la substance fondamentale de tissu fibreux ossifiée et par des cellules cartilagineuses à capsules calcifiées. *Il a donc morphologiquement la valeur de fibro-cartilage ossifié.* Mais il n'est ici qu'un tissu de transition; nous allons maintenant le rencontrer comme formation abondante et continue.

Dans une espèce de *Chaetodon* que nous n'avons pas pu déterminer, le bord postérieur de la ceinture scapulaire était formé d'un cartilage particulier en voie de continuuel accroissement. La partie que nous représentons (Pl. VI, fig. 11) est une coupe en un point où le cartilage est moyennement étendu; sur d'autres coupes il est plus réduit, ou bien encore il occupe une aire beaucoup plus vaste. Ce n'est pas un cartilage hyalin, mais bien un fibro-cartilage très caractérisé; les cellules sont en certains points

parfaitement ordonnées en séries séparées par des faisceaux fibrillaires. Les capsules de ces cellules cartilagineuses sont très nettes, colorées d'une façon intense ; parfois, dans une même série, il y a une teinte nuageuse de chondrine entre les différentes cellules qui la composent ; cette teinte, plus claire que la capsule, indique une infiltration légère de substance cartilagineuse. En approchant du bord d'accroissement, les capsules s'éclaircissent, puis on trouve simplement des cellules rondes sans capsules, et enfin on arrive au tissu fibreux d'enveloppe de la pièce squelettique ; ce tissu a en ce point la valeur d'un périchondre, et l'on peut suivre facilement tous les stades de formation du fibro-cartilage. Celui-ci est manifestement calcifié à partir de la zone où les capsules cartilagineuses sont fortement indiquées et bien colorées. Le tissu fibreux intercellulaire est également ossifié.

Sur les bords de la formation les cellules sont plus rares, plus espacées, ont perdu leur capsule cartilagineuse ; elles sont complètement isolées au milieu de la substance fondamentale ostéoïde élaborée par le périoste qui est en continuité directe avec le périchondre. Ces cellules, isolées au milieu de la masse ostéoïde, ne peuvent même plus être considérées comme cellules cartilagineuses, puisqu'elles n'ont plus leur capsule, et pourtant il est incontestable qu'elles appartiennent absolument à la même formation ; il y a une parenté très étroite entre tous ces éléments. D'autre part, elles ne diffèrent des cellules osseuses que par l'absence de prolongements anastomosés, et aussi par leur forme à peu près sphérique ou polyédrique. On voit nettement, dans la figure que nous avons représentée, que l'isolement de ces cellules, le déchiquetage de la masse fibro-cartilagineuse, ne peuvent pas être dus à une action médullaire modificatrice. Nous avons représenté deux formations haversiennes, l'une volumineuse, l'autre beaucoup plus petite (*sh*) ; ces formations ont bien érodé une partie de la masse, mais franchement, comme à l'emporte-pièce ; et aucune des parties situées en dehors de la ligne nette qui les délimite extérieurement n'a été touchée par le processus de remaniement. Dans les coupes où le fibro-cartilage est plus étendu, les systèmes de HAVERS tiennent une place beaucoup plus grande ; presque toute la partie centrale a été remplacée par de l'os secondaire, et c'est sur les bords seulement que l'on peut voir des cellules isolées du reste de la masse.

Si nous jetons maintenant un coup d'œil sur les faits que nous venons de décrire, nous voyons que nous avons observé quelques formes d'ossification rappelant certaines descriptions données par les auteurs et interprétées comme ossification directe du cartilage. BRUCH, dans le noyau cartilagineux de l'angle du maxillaire inférieur d'un embryon de Brebis de 4 cm. 5, décrit le passage du cartilage à l'os : sur le bord du cartilage, les espaces intermédiaires entre les différentes cellules cartilagineuses s'accroissent par un plus grand dépôt calcaire, tandis que les cellules deviennent dentées; le véritable os est partout relié au cartilage par un tissu de passage, caractérisé sur ses bords comme os et à l'intérieur comme vrai cartilage. Les changements de forme des cellules cartilagineuses n'ont lieu que très lentement, et l'on trouve encore, loin du cartilage, des cellules à forme si faiblement anguleuse que l'on ne sait si ce sont des éléments cartilagineux ou osseux; l'auteur considère cet arrangement comme l'indice d'une ossification métaplastique; mais il nous semble plus simple d'y voir, comme nous l'avons fait pour la succession des tissus rencontrés chez les Poissons, les traces d'une substitution lente des propriétés ostéogènes aux propriétés d'abord chondrogènes du tissu fibreux d'enveloppe. — Il nous semble que l'on pourrait peut-être aussi considérer comme une variation du même ordre les changements de structure indiqués et figurés par JULIN dans l'ossification du cartilage de MECKEL [80, Pl. III, fig. 1]. SHAFFER, pour l'apophyse coronéide, décrit une disposition qui ressemble beaucoup à la formation de la lamelle branchiale des Téléostéens, et l'interprétation qu'il en donne concorde avec celle que nous avons admise; il l'appelle ossification péri-chondrale.

Nous avons été favorisé, pour l'étude de cette ossification péri-chondrale par l'absence des corpuscules osseux dans certains des os que nous avons étudiés. Cette particularité, constituant un caractère distinctif de plus entre le cartilage et le tissu ossiforme, nous a permis de préciser encore mieux les passages de l'un à autre, et nous pouvons rejeter toute idée de transformation directe du cartilage, à cause de la disparition complète des cellules dans la substance ostéoïde. *Le cartilage calcifié et l'os périostique sont deux tissus qui passent de l'un à l'autre, comme le cartilage ordinaire et le tissu fibreux, par une série d'intermédiaires. Mais ce passage ne se fait pas d'une façon génétique; l'un de ces tissus*

ne paraît pas pouvoir se transformer dans l'autre, car la calcification semble les fixer dans leur état; pour qu'ils changent de propriétés, leur retour à un état embryonnaire et muqueux, et leur décalcification semblent être nécessaires. C'est ce que nous avons vu se produire dans l'ossification endochondrale.

Le cartilage calcifié, le tissu fibreux ossifié du périoste et les tissus qui les relieut entre eux par leur structure sont homologues. Ils se succèdent bien dans le développement ontogénétique, mais ils ont tous la signification de pièces squelettiques primaires. *Toute formation osseuse endochondrale est d'un degré plus élevé que l'os périostique; elle est l'homologue seulement des canaux de Havers qui se forment dans la substance osseuse périostique.*

Nous pouvons nous demander si l'on peut observer, dans le développement phylogénétique, une succession des tissus cartilagineux, fibro-cartilagineux et fibreux ossifiés, analogue à celle que nous avons rencontrée dans l'ontogénèse. Cela nous amène à étudier en détail la signification du double cône vertébral osseux des Téléostéens.

RELATIONS ENTRE LES MODES DE DÉVELOPPEMENT DES CORPS VERTÉBRAUX DES GANOIDES OSSEUX ET DES TÉLÉOSTÉENS.

Le mode de formation des doubles cônes vertébraux diffère beaucoup chez les divers groupes de Poissons, et son étude est importante car elle touche de près aux relations qui existent entre ces groupes eux-mêmes.

La colonne vertébrale des *Sturionidés* apparaît sous la forme cartilagineuse et persiste à cet état pendant toute la vie. Elle est essentiellement constituée par les bases des arcs supérieurs et inférieurs et par des pièces intercalaires; il n'y a pas de corps vertébraux proprement dits. Le tout se forme à l'extérieur de la gaine externe de la corde qui conserve son intégrité pendant toute la vie. On peut considérer cette constitution comme très primitive, immédiatement supérieure à celle des Cyclostomes. Comme elle est parfaitement connue et décrite, nous ne nous y arrêterons pas.

Chez les *Téléostéens*, nous avons vu que les vertèbres se forment par l'ossification, d'abord indépendante, du tissu fibreux périchordal et des bases des arcs vertébraux, puis du tissu intermédiaire à ces deux formations [98].

Le développement de la colonne vertébrale des Ganoïdes osseux n'a pu être étudié que chez *Lepidosteus*, par GEGENBAUR [67] d'abord, par BALFOUR et PARKER [82] ensuite. Des faits observés par ces auteurs, il résulte que la formation de la colonne vertébrale commence et se continue en dehors des gaines de la corde qui demeurent intactes pendant longtemps et ne sont détruites ensuite que lorsque le développement est très avancé : « *Weder aus der Chorda, noch aus deren Scheide gehen Theile des definitiven Wirbelkörpers hervor* ». Le tissu cartilagineux forme un cylindre continu, dans la partie caudale ; puis une segmentation se produit, qui donne naissance aux têtes articulaires et à leurs cavités d'insertion. L'ossification endochondrale commence comme nous l'avons indiqué plus haut et s'avance d'une façon continue vers le cartilage articulaire. Dans le tronc, le cartilage se dispose en deux crêtes neurales et deux hémales, appuyées par leur base sur l'élastique externe, et des anneaux cartilagineux intervertébraux en continuité avec les parties précédentes. Il y a donc, au niveau des corps vertébraux, quatre parties où les gaines ne sont pas recouvertes par du cartilage et où l'os se dépose directement contre la corde. D'autre part, un dépôt osseux périostique entoure la vertèbre et préside à son épaissement. La corde disparaît probablement par étirement dans les espaces intervertébraux, par destruction médullaire dans les corps vertébraux. Le tissu fibrocartilagineux spécial qui, nous l'avons dit, relie les surfaces d'articulation de deux vertèbres successives, passe à la périphérie au tissu fibreux périostique ; celui-ci va sans interruption d'une vertèbre à l'autre. Si nous étudions la périphérie du disque intervertébral, il y a une région où l'os d'origine périostique est en contact avec le cartilage, mais le passage est brusque, et nous n'observons pas une zone d'état indécis, comme nous en avons décrit une dans le maxillaire inférieur de *Tetrodon*.

Il est difficile de considérer les vertèbres de *Lepidosteus* comme présentant un état primitif. Du moment qu'au cours du développement la corde est détruite pour donner naissance à un axe vertébral plein, sans cavités intervertébrales, on s'éloigne de la constitution habituelle des Poissons, même les plus voisins de *Lepidosteus* : *Amia* et *Polypterus*. Il y aurait un grand intérêt à étudier le développement des vertèbres de ces deux genres ; malheureusement cela n'a pas été fait jusqu'à présent. Pourtant certains faits

permettent de combler en partie les lacunes de nos connaissances à ce sujet. GEGENBAUR indique que, chez *Polypterus*, la gaine de la corde est recouverte d'une couche cartilagineuse; ce fait prouve que la première ébauche des vertèbres devait être de cette nature : « *Da um die Chordasheide noch eine Knorpelschichte sich vorfindet, so wird die erste Anlage des Wirbelkörpers durch diese gegeben sein* ». GRASSI [82], chez un jeune animal de la même espèce, n'a vu le cartilage que près de l'articulation : « *In un Polittero lungo dodici cm., il doppio cono era del tutto osseo nella parte trasversale mediana della vertebra, e nelle parte estreme di questa possedeo un strato di cartilagine; quale precisamente riposava a ridosso delle membrane della corde* ». Ces deux observations se complètent mutuellement; l'une montre que la première formation contre la corde est cartilagineuse, que le corps vertébral embryonnaire est probablement formé de cartilage; par la seconde, nous voyons qu'il y a probablement une formation continue de cartilage dans la région d'articulation, comme il en est chez *Lepidosteus*.

La présence de cartilage indiquée chez *Polypterus* se retrouve chez *Amia calva*, où il est même plus développé; il est étonnant que LUDWIG SCHMIDT [92], qui s'est occupé des vertèbres de cet animal, ne mentionne pas le fait.

Nous commencerons par la description du cartilage des vertèbres d'*Amia calva*, dont il est plus facile de comprendre la disposition. Ainsi que l'indique SCHMIDT [92], elles ont la disposition commune à la plupart des Téléostéens. Le corps vertébral secondaire est aussi formé par les bases des arcs et le tissu fibreux interposé. L'auteur allemand considère seulement comme probable l'ossification indépendante, aux dépens de la gaine cellulaire externe, de la zone particulière qui revêt directement le double cône. Comme le fait est connu pour tous les Téléostéens étudiés jusqu'à présent, ce n'est pas s'aventurer beaucoup que de soutenir cette opinion.

Sur des coupes longitudinales d'un fragment de colonne vertébrale d'*Amia calva*, étudions la zone d'insertion du ligament intervertébral sur le double cône (Pl. VI, fig. 12). Ce ligament est très épais, plus épais proportionnellement que chez les Téléostéens, et l'angle que forment entre elles les parois des doubles cônes de deux vertèbres consécutives est plus aigu que chez ces Poissons. A

la partie externe, ce ligament s'insère sur le double cône suivant le mode habituel ; mais, à sa partie interne, le ligament acquiert des caractères particuliers ; au lieu des cellules aplaties du tissu fibreux, *il possède entre ses faisceaux des cellules rondes et rétractiles disposées en files. En arrivant au niveau de l'insertion sur la vertèbre, ces cellules rondes passent à des cellules cartilagineuses vraies, présentant autour d'elles une petite zone capsulaire de substance cartilagineuse calcifiée.* Dans la partie la plus interne, le cartilage ainsi constitué est assez compact, formé de trainées cartilagineuses calcifiées séparant des faisceaux fibreux ossifiés (fig. 12 *che*) ; vers l'extérieur les cellules sont plus éloignées les unes des autres. Mais la partie la plus intéressante est la zone limitante externe de ce fibro-cartilage ossifié (Pl. VI, fig. 13). Là, les cellules cartilagineuses, nettement délimitées par leur zone de chondrine, sont beaucoup plus clairsemées. Il y en a quelques-unes qui ne présentent qu'à un degré très minime les caractères de cellules cartilagineuses ; quelques-unes enfin, mêlées aux autres ne possèdent aucune espèce de zone différente de l'os qui les englobe *c chi*).

Le tissu cartilagineux ou fibro-cartilagineux ossifié ainsi constitué ne persiste pas longtemps ; il est détruit de même que le cartilage des calottes articulaires des vertèbres de *Lepidosteus*, par un bourgeonnement vasculo-médullaire ; puis des systèmes de Havers s'édifient (*Sh*), renfermant entre eux quelques systèmes intermédiaires fibro-cartilagineux. Ces systèmes intermédiaires sont très nettement délimités, et aucune confusion ne saurait être possible entre les îlots qu'ils constituent et les cellules cartilagineuses isolées dans la substance osseuse que l'on voit se former par l'ossification du double cône. — A la partie tout à fait interne, le cartilage se prolonge sur une longueur beaucoup plus grande, jusqu'à la partie médiane de la vertèbre ou des traces en persistent toujours.

Chez *Polypterus*, les vertèbres ont avec celles d'*Amia* une très grande ressemblance ; pourtant le cartilage est plus réduit, il s'avance moins loin vers la partie médiane, et, en allant vers l'extérieur, il cesse plus rapidement ; il est moins facile, aussi, d'observer tous les termes de passage. Malgré cela les caractères de fibro-cartilage ossifié se montrent avec une grande netteté ; le tissu

fibreux à cellules rondes : du ligament intervertébral est très développé ; des cellules de cartilage, isolées entre des faisceaux, se voient très distinctement. Les deux modes de formations sont absolument équivalents.

Il nous semble déjà, par ces observations chez *Amia* et *Polypterus*, que la différence entre les Téléostéens et les Ganoïdes osseux se montre moins grande qu'avant ; nous avons établi que *le double cône est constitué par l'ossification soit d'un fibrocartilage, soit d'un tissu uniquement fibreux, avec des termes de passage entre les deux*, et non d'un cartilage hyalin comme chez *Lepidosteus*.

Mais nous pouvons pousser plus loin notre comparaison, et certains Téléostéens nous permettent d'établir une homologie beaucoup plus grande.

Nous avons déjà décrit, dans notre mémoire précédent [98], la formation très particulière *du double cône osseux du genre Thynnus*. Cette région est occupée par une masse qui présente au premier coup d'œil l'apparence d'un cartilage (Pl. VII, fig. 1) ; cette substance est due à l'accumulation d'une grande quantité de cellules cartilagineuses dans la substance du double cône ; ces cellules sont surtout abondantes à la partie interne ; elles sont entourées d'une capsule nette et il existe entre elles de la substance cartilagineuse mêlée, sous forme de travées, aux faisceaux fibreux osseux (Pl. VII, fig. 3). A la partie externe, au contraire, ces cellules sont plus éloignées les unes des autres, formant de petits groupes ou tout à fait isolées. On observe des formes de transition entre ces cellules et celles du ligament intervertébral ; en se dirigeant vers ce dernier, on voit en effet des groupes de cellules manifestement encapsulées, à protoplasma rétractile, mais dont la capsule ne présente plus les caractères de la chondrine ; plus près encore du ligament, on voit des capsules encore rondes et volumineuses, mais qui n'ont plus de capsule nette ; enfin on passe aux cellules ordinaires du ligament (Pl. VII, fig. 2).

A sa partie interne, cette masse cartilaginiforme se poursuit très loin vers la région médiane de la vertèbre ; mais à la fin il est difficile de juger de sa répartition, à cause des formations secondaires qui prennent sa place ; on en voit encore dans les systèmes intermédiaires, quand ceux-ci correspondent à la

formation du ligament intervertébral ; mais plus tard il ne reste plus que des systèmes intermédiaires haversiens, et on ne trouve plus trace de cartilage. A la partie externe, les cellules cartilagineuses deviennent de plus en plus rares (Pl. VII, fig. 1) et sont mêlées de cellules osseuses ; c'est la région où l'on trouve la plus grande diversité de formes, on y rencontre même de véritables *cellules godronnées* (Pl. VII, fig. 4).

Nous avons émis l'hypothèse que ces cellules cartilagineuses pouvaient peut-être disparaître ou se transformer en cellules osseuses ; mais nous ne croyons plus pouvoir penser que cette évolution puisse avoir lieu. On reconnaît bien une succession des formes des cellules, mais c'est seulement une succession dans leur apparition et non l'indication des états divers parcourus par une même cellule. *La formation en question correspond à l'ossification in toto d'un fibro-cartilage* et ressemble absolument à ce que nous décrivions plus haut pour les Ganoïdes osseux. Il n'y a même pas, chez le Thon, une réduction de la formation de *Polypterus* ou même d'*Amia*. Il y aurait le plus grand intérêt à connaître la constitution des jeunes corps vertébraux de *Thynnus*, mais il ne nous a pas été possible d'en avoir à notre disposition.

Cette formation fibro-cartilagineuse du Thon est d'autant plus intéressante que ce Poisson est un Acanthoptérygien bien évolué, adapté à la vie pélagique, et l'on se demande comment un état aussi primitif de la colonne vertébrale s'est conservé chez cet animal, alors que chez *Scomber*, par exemple, il n'y a pas trace de cartilage dans le double cône, et que tous les Physostomes étudiés n'en montrent pas non plus.

Il est vrai que nous avons pu observer chez le même animal un état analogue dans les articles des petites nageoires qui se succèdent à la partie dorsale de la queue. Ces articles se rattachent entre eux par des ligaments fibreux, et, à l'insertion de ces ligaments, on voit aussi des cellules cartilagineuses, semblables à celles des doubles cônes vertébraux ; il y a donc là peut-être l'indication d'une tendance particulière du tissu fibreux du Thon à se transformer en fibro-cartilage en s'ossifiant. Mais il nous semblerait difficile, cependant, de ne pas admettre une relation entre la formation de ses vertèbres et celles des Ganoïdes.

Nous avons pu, dans le double cône vertébral, suivre la

résorption partielle du fibro-cartilage ossifié destinée à préparer l'ossification secondaire. On voit les faisceaux se résoudre, dans le tissu médullaire, en leurs fibrilles constitutives et les capsules cartilagineuses s'ouvrir et laisser se mêler leur contenu aux cellules médullaires. Donc, *fonte de la substance fondamentale et mise en liberté des cellules*: ce sont les mêmes phénomènes que dans l'ossification endochondrale.

Nous avons pu retrouver une formation du même ordre mais beaucoup plus réduite dans les vertèbres de *Mullus surmuletus* (Pl. VII, fig. 5). Le fait est intéressant chez ce Poisson, car il ne possède pas de cellules à l'intérieur de ses os, formés seulement de substance ostéoïde. Pour cette raison, les cellules cartilagineuses que l'on y observe sont beaucoup plus nettes. Ces cellules ne forment nulle part une masse importante, pouvant donner l'illusion d'une région purement cartilagineuse. L'aspect est plutôt semblable ici à celui de la partie la plus externe de la même région chez le Thon. Les cellules encapsulées sont isolées, ou réunies par petits groupes de deux ou trois. On voit aussi d'autres cellules à capsule très mince, montrant très affaiblies seulement les réactions de la chondrine.

Chez *Balistes viridescens*, nous avons encore rencontré quelques cellules cartilagineuses dans la même région; elles sont peut être un peu moins nombreuses encore que chez *Mullus surmuletus*, et sont disposées par files de deux ou trois dans l'intervalle de deux faisceaux fibreux.

GRASSI [8] a décrit chez deux exemplaires de Brochet des formations cartilagineuses dans le double cône. Chez cet animal, le cas n'est évidemment pas normal, car il ne l'a pas retrouvé dans d'autres exemplaires; nous n'en avons pas non plus rencontré la moindre trace.

Il est curieux de voir ce mode d'ossification dans des cas tout à fait isolés, chez des espèces très différentes, alors qu'il n'y en a pas dans des groupes voisins. Ainsi il n'y en a point chez *Scomber*; chez cinq espèces de *Balistes* et quatre de *Tetrodon* nous n'en avons point trouvé. Il s'agit donc là d'une *structure en voie de disparition*, irrégulière dans ses manifestations ainsi que cela se passe en général dans les cas semblables. Elle n'en est que plus intéressante, car nous pouvons y voir une relation très grande avec les *Ganoïdes*. Il nous semble que nous pouvons nous figurer tous

les termes de passage dans la substitution des doubles cônes uniquement fibreux, tels que ceux des Téléostéens, aux corps vertébraux entièrement cartilagineux, dont proviennent ceux des Ganoïdes osseux. — *Nous pouvons voir aussi, dans l'ensemble des Poissons à squelette entièrement périchordal, une succession phylogénétique dans le mode d'ossification d'une même pièce squelettique : l'ossification uniquement fibreuse succède, chez les Téléostéens, par des stades intermédiaires tels que celui de Mullus surmuletus, à l'ossification fibro-cartilagineuse de Polypterus ou Amia, comme chez ces derniers animaux, la partie périphérique à ossification fibreuse du double cône succède à l'ossification fibro-cartilagineuse centrale.*

Revenons maintenant aux groupes inférieurs de Poissons, pour y examiner toujours le développement du même organe. Dans la gaine de la corde de *Chimæra monstrosa*, J. MÜLLER [38] signalait des anneaux d'une substance osseuse, ayant une structure analogue à celle de la couche fibreuse elle-même, avec des faisceaux fibreux et des cellules allongées. LEYDIG indique que la gaine de la corde de cet animal est formée d'un tissu fibreux ferme, à striation concentrique, montrant des cavités allongées; une partie de ce tissu se calcifie en s'imprégnant de sels calcaires et les cavités deviennent ainsi des sortes de corpuscules osseux. D'après HASSE [82], cet organe comprend, en dedans de l'élastique externe, trois couches: une interne, formée de fibres ordonnées concentriquement et radiairement, et contenant des cellules disposées de la même façon; une externe, composée de *procartilage* à substance fondamentale nettement fibrillaire et à cellules rondes; enfin une zone moyenne comprend du procartilage disposé en doubles cônes calcifiés, à cellules fusiformes et étoilées.

Sur des coupes transversales de la colonne vertébrale de ce Poisson, on voit en effet une zone moyenne calcifiée, formée de faisceaux fibrillaires circulaires, entre lesquels sont situées des cellules fusiformes assez allongées. Ces cellules paraissent être capables de se multiplier par division transversale, car on voit souvent des divisions incomplètes. *Les éléments de ce tissu sont donc, en somme ceux de l'os véritable*; une substance fibreuse ossifiée et des cellules. Il ne se développe pas sous l'influence d'ostéoblastes; mais nous avons vu que ces derniers ne sont pas indispensables à une formation osseuse lente. On peut faire

cependant une distinction bien nette sur la signification réelle de cet os. Chez les Holocéphales, en effet, comme chez les Sélaciens et les Dipnoïques, au cours du développement, la gaine élastique de la corde est ouverte à la base des arcs, et, par ces ouvertures pénètrent des cellules de ces bases des arcs. Par conséquent, le tissu de la gaine de la corde est composé de la substance propre de cette gaine et de tissu d'origine mésodermique; ce dernier acquiert peut-être une prédominance sur l'autre, mais il n'en est pas moins vrai que le tissu de la gaine ne correspond pas exactement à un tissu fibreux ordinaire. *Il faut faire cette restriction quand on compare les anneaux calcifiés à de l'os.*

Il faut faire une remarque analogue en ce qui concerne les Sélaciens. Les corps vertébraux se développent encore, ainsi que l'a montré KLAATSCH [93], par migration des cellules des arcs à l'intérieur de l'élastique; mais aussi bien au point de vue anatomique, puisqu'il se forme des corps vertébraux bien différenciés, qu'au point de vue histologique, les phénomènes sont plus compliqués que chez les Holocéphales. La partie centrale est formée d'un cartilage hyalin; c'est elle qui est la première ossifiée; plus en dehors vient un fibro-cartilage, à cellules entourées d'une belle capsule cartilagineuse, puis un tissu fibreux à cellules rondes. La calcification s'étend plus ou moins suivant l'âge de l'individu et son espèce. Ces tissus n'ont pas la valeur morphologique exacte de cartilage ou de fibro-cartilage ordinaires, mais ils en ont tous les aspects. Le tissu fibro-cartilagineux ossifié a la même apparence que celui des corps vertébraux d'*Amia* ou de *Thynnus*. Si donc on faisait abstraction de leur situation à l'intérieur de l'élastique, ces tissus se présenteraient comme la persistance d'un état inférieur des Ganoïdes osseux, la formation s'arrêterait au stade de tissu fibreux à cellules encapsulées. Si, à cause du mode de développement, nous ne pouvons pas établir une comparaison trop rigoureuse, il n'en reste pas moins que nous avons ici *l'indication d'une même tendance du tissu fibreux à se substituer au cartilage quand le tissu doit être ossifié.*

Chez *Chimaera monstrosa*, la gaine de la corde n'a acquis qu'une structure fibreuse; mais, à cause de l'état si primitif de la corde, nous devons penser que c'est un état inférieur; les éléments mésodermiques émigrés dans la gaine n'ont pas pu se transformer complètement en cellules cartilagineuses, c'est à peine s'il y a une

légère teinte rappelant les réactions de la chondrine ; chez *Protopterus*, les cellules immigrées dans la gaine diffèrent encore davantage des cellules cartilagineuses, mais nous n'y trouvons pas du tout de calcification.

En résumé, si nous nous reportons à ce que nous venons de rencontrer, nous ne pouvons qu'être frappés de la régularité de la succession des tissus calcifiés. *L'ordre suivi par la formation du tissu osseux dans certaines pièces du squelette d'un animal répète point par point ce que l'on observe pour un os donné dans toute son évolution phylogénétique.* L'homologie de ces différents tissus conjonctifs ossifiés est complète, mais il y a entre eux cette différence que le tissu osseux fibreux semble être une forme plus parfaite et qui tend à prédominer de plus en plus sur les autres variétés. Si nous songeons, d'autre part que le périchondre est généralement formé de tissu fibreux et que celui-ci, matrice du cartilage, présente à l'égard de ce dernier un caractère primitif, il semble que l'on peut admettre dans l'ossification une sorte d'accélération ; ce phénomène est cause *que le tissu s'ossifie à un état inférieur de développement, quand l'animal est ontogénétiquement ou phylogénétiquement plus évolué* ; c'est une tendance analogue à celle que nous avons vu régir la réduction de la structure fibreuse dans les systèmes de Havers.

RÉPARTITION DES DIVERS MODES D'OSSIFICATION.

A la fin de nos études sur les différents modes de développement des tissus squelettiques des Poissons, il nous est permis de nous demander s'il y a lieu d'établir des distinctions entre les différentes pièces osseuses suivant leur mode de développement ; nous devons rechercher également si nous avons la possibilité d'assigner à ces tissus une origine déterminée.

L'idée d'établir une distinction entre les parties superficielles et profondes du squelette se présente assez naturellement à l'esprit, et depuis longtemps certains observateurs ont cherché à l'affirmer sur des bases solides.

LEYDIG avait indiqué que les os de recouvrement de la tête, chez le Polyptère, ont la constitution des écailles [53]. WILLIAMSON

[49-51] démontra aussi que les os de la tête des Ganoïdes correspondent à une fusion d'écailles placoides. GEGENBAUR [75] généralisa ces données, et fit voir que le squelette superficiel du crâne a la même constitution que le squelette cutané de tout le corps. DUGÈS [44], JACOBSON [35] montrèrent que les os de recouvrement se correspondent chez les Vertébrés et KÖLLIKER [49] soutint que la différence entre ces os et les os cartilagineux était essentielle et que l'on pouvait comparer entre eux seulement des os de même origine. HERTWIG [75] étudia le mode de développement, par fusion des plaques de ciment des dents, des os de la cavité buccale des Batraciens ; pour lui aussi, on ne peut établir aucune confusion entre les os secondaires et primaires, entre les « *Hautknochen* » et les « *Knorpelknochen* ». WALTHER [82] défendit une opinion analogue, disant qu'il ne lui avait pas été possible d'établir un passage entre les deux sortes d'os. Au contraire HUXLEY [75] doute qu'il y ait une distinction nette entre ces deux groupes. GEGENBAUR [67] arriva à conclure que tous les os primaires proviennent d'une ossification périchondrale du squelette primordial et sont par conséquent des os de recouvrement. Cette opinion est évidemment exagérée, car tous les os à modèle cartilagineux se développent de la même façon ; cela revient donc à supprimer toute distinction dans le mode de développement des os sans être entré dans l'intimité du phénomène. SAGEMEHL [83], dans le crâne d'*Amia calva*, montra que certains os sont à la fois « *Hautknochen und primäre Knochen* ». SCHMIDT-MONNARD [83] nous apprend que certains os, tels que le squamosum du Brochet, primitivement cutanés, acquièrent ontogénétiquement des relations avec le crâne primordial. GRASSI aussi aborda la question des rapports entre le cartilage et l'os [81, 82] : les os de la colonne vertébrale, contrairement aux idées de KÖLLIKER et HERTWIG, se développent en grande partie aux dépens du cartilage. KLAATSCH [90] pense aussi qu'il ne faut pas établir de différence entre les divers os. Le développement du tissu osseux se fait de la surface du corps vers l'intérieur : « Les faits sont assez établis pour qu'aucune personne » familiarisée avec la morphologie du squelette des Poissons ne » doute de sa pénétration des parties périphériques dans le squelette » central. Par HERTWIG, GEGENBAUR et moi, l'origine du tissu » osseux a été placée dans les formations écailleuses de la peau et, » de ces parties, le tissu de soutien, suivant les voies des septa

» périchordaux, arrive contre le squelette central, atteignant ce » dernier à un stade où les formations cartilagineuses des arcs sont » déjà développées ».

Nous avons dit que, ni par la structure de sa substance fondamentale, ni par la nature des éléments cellulaires qui y sont enfermés, les parties de l'une des régions du squelette ne peuvent être différenciées de l'autre. *Il en est absolument de même en ce qui concerne le mode d'ossification* : le double cône d'un Téléostéen s'ossifie d'une façon très analogue à des écailles de Ganoïdes ; la corne frontale de *Chimæra monstrosa*, qui est bien superficielle, a une ossification périchondrale ; les formations secondaires peuvent se rencontrer dans toutes les parties ou n'exister nulle part, etc.

Il faut réellement reconnaître que certains os superficiels sont bien formés par l'union des plaques basales de séries de petites dents, et les données de GEGENBAUR et HERTWIG sont parfaitement exactes ; mais leurs généralisations sont trop considérables.

Du reste, y a-t-il réellement une tendance si nette du tissu osseux à se diriger vers l'intérieur ? Le squelette dermique des *Triglidés* ne correspond pas, à proprement parler, à des écailles, mais bien à des ossifications sous-cutanées qui se sont rapprochées de l'épiderme : les écailles véritables ont disparu. Chez les *Plectognathes*, les aiguillons de différentes sortes ont une origine intradermique et ne correspondent pas, par leur structure, à des écailles placoides, mais ils deviennent tout à fait superficiels et finissent par se montrer comme de véritables dents. Chez les *Ganoïdes* osseux, la plaque osseuse qui constitue la majeure partie de l'écaille se forme loin de l'épiderme et l'on ne peut pas la considérer sans hypothèse comme provenant des petites écailles placoides qui la recouvrent ; cette plaque osseuse finit aussi par devenir tout à fait superficielle et par prendre la place des petites productions sous-épidermiques qui revêtaient primitivement la peau de ces animaux.

Ces faits nous indiquent l'importance qu'a, pour les Poissons, la présence d'une couche protectrice superficielle. Cette importance nous explique alors pourquoi, soit dans le cours du développement ontogénétique, soit pendant l'évolution phylogénétique, les os les plus superficiels apparaissent les premiers. Mais vouloir que toutes les pièces du squelette en proviennent, comme par une sorte de bourgeonnement, cela nous semble assurément exagéré.

Nous avons du reste montré l'équivalence du cartilage, du fibro-

cartilage et du tissu fibreux ossifiés. Or les deux premiers de ces tissus se montrent chez les Sélaciens, et cela sans aucune relation avec le squelette externe, puisque les parties intermédiaires ne sont pas ossifiées ou ne s'ossifient que plus tard. Ce qui est vrai, c'est que le tissu ossifié se montre, dans les différents points du squelette, d'une façon indépendante des autres et qu'il apparaît le plus tôt là où il est le plus nécessaire pour remplir une fonction de soutien ou de protection. Chez les jeunes animaux, la fonction de soutien est déjà remplie par la corde ; il n'y a besoin qu'un peu plus tard de pièces accessoires ; il n'en est pas de même de *la protection, qui se manifeste de très bonne heure*. C'est pourquoi les différents organes qui concourent à l'assurer se forment très tôt. Plus tard, chez les animaux moins exposés, tels que les *Amphibiens*, chez lesquels la protection de la peau est moins nécessaire, c'est le besoin de manger qui se fera sentir le premier. C'est pourquoi, chez ces animaux, *ce sont les dents qui se montrent d'abord*, et immédiatement à leur suite les os formés à leur base, par la fusion de leurs plaques basales, afin de donner aux plaques masticatrices une plus grande solidarité.

Nous avons vu que, dans la croissance d'un os, les cellules du tissu conjonctif se transforment en ostéoblastes au moment où cet os approche d'elles. Il y a donc une sorte de marche progressive, dans la différenciation de la fonction ostéoblastique ; des cellules voisines de l'os déjà formé acquièrent la propriété de contribuer à son expansion. C'est pourquoi le développement osseux semble s'étendre à partir des premiers points où il a commencé ; mais nous avons vu que ces points peuvent être divers, et se trouver dans les parties les plus superficielles aussi bien que dans les plus profondes de l'organisme.

RÉDUCTION D'OSSIFICATION.

Les os de certains Téléostéens sont beaucoup plus mous que ceux que l'on rencontre habituellement dans ce groupe. Chez certains *Plectognathes*, chez *Trachypterus*, *Lophius*, *Cyclopterus* et des Poissons des grandes profondeurs, les os peuvent se couper avec un scapel et ne sont pas plus durs que du cartilage. Nous pouvons nous demander à quel genre de structure correspond cet état physique.

Il y a longtemps déjà que l'on a appelé l'attention sur l'aspect particulier des os de l'*Orthogoriscus*. QUECKETT le premier [55] les

décrivit et l'idée qu'il s'en faisait est assez exacte : les os sont formés de fines lamelles de matière calcaire, fortement unies entre elles par un tissu fibreux blanc et desquelles partent de nombreuses fibres à la façon de poils ou de cils. Il faisait rentrer ce Poisson ainsi que *Lophius* dans celui de ses groupes dont l'endosquelette est composé de tissu fibreux et d'os.

KÖLLIKER consacra également une note à l'os de l'*Orthogoriscus* [58^{bis}]. D'après lui, ce serait un mélange de plaques ossifiées de substance ostéoïde et d'un cartilage mou à cellules rares. Une grande quantité de longues fibres partent des plaques osseuses et se répandent dans le cartilage où elles s'entrecroisent.

LEYDIG [66], dans son Histologie comparée, décrit ces os dont il rapproche ceux de *Cyclopterus* et *Trachypterus*. Mais son examen, comme il le dit lui-même n'a pu porter que sur quelques fragments : « Au microscope, on voyait sur des coupes en travers et en long de » plus grosses masses cartilagineuses qui se composaient de cellules » cartilagineuses claviformes, avec un petit noyau brillant comme » de la graisse. De ces centres de cartilage partaient des feuillets » minces d'une ossification radiaire (on les voyait à l'œil nu comme » des stries blanchâtres). L'espace contenu entre eux était inter- » rompu par des septa obliques, formant des compartiments remplis » de cellules cartilagineuses délicates et d'une masse gélatineuse » transparente. Sur plusieurs coupes, et au milieu du noyau cartila- » gineux on croyait voir un vaisseau sanguin. Dans les feuillets » osseux, on apercevait de petits interstices dépourvus de noyaux et » comparables aux corpuscules osseux ».

DUMÉRIL [56] considéra aussi comme cartilage fibreux le tissu squelettique de ces Poissons et vit, dans sa constitution, une raison suffisante pour les séparer des autres Téléostéens sous le nom de *Chondrostichtes*.

HARTING [68], dans l'étude complète qu'il fit de l'*Orthogoriscus*, fit de son squelette une étude histologique très attentive qui, malgré sa date éloignée, est le meilleur travail que nous possédions sur ce sujet. Pour lui, la structure est bien voisine de celle des autres Poissons osseux et les différences ne sont qu'apparentes. Il y a bien du cartilage, dans le squelette, mais il est complètement distinct de l'os et, quoique ce dernier ressemble au cartilage par son peu de dureté, il n'en a ni la composition chimique ni la structure histologique, mais se rapproche par ses qualités de la substance

osseuse véritable. Le cartilage est formé de chondrine ; l'os donne au contraire à l'ébullition de l'osséine, comme celui des autres animaux. Le tissu osseux est disposé en lamelles très minces, formant des aréoles que remplit une matière hyaline, transparente : « On n'y aperçoit dans la très grande majorité des cas aucune trace » de cellules. Je n'en vis que dans une section d'un des rayons » branchiostèges, et encore y étaient-elles très rares. La substance » hyaline, à cet endroit, montre encore la particularité d'avoir des » stries concentriques environnant des espaces à peu près circulaires, » remplis d'une substance semi-transparente ». Cette substance hyaline est de l'osséine non calcifiée. Les lamelles sont la seule partie du tissu calcifiée et on y voit une structure fibreuse avec des fibres de 4 à 8 μ . On trouve encore dans l'os des fibres particulières, partant de chacune des surfaces des lamelles. Ces fibres peuvent se bifurquer, quelquefois à plusieurs reprises et se terminent en pointe très fine. On peut voir leur section sous forme de petits cercles au milieu de la matière hyaline : « Ce sont probablement ces petits » cercles qui ont été regardés par M. LEYDIG et CLELAND comme » des cellules cartilagineuses. La méprise est en effet facile et moi-même m'y suis trompé d'abord. Mais l'erreur se reconnaît aussitôt » que l'on prend une section dans une autre direction ». L'auteur rapproche ces fibres des fibres élastiques. Des papilles du péri-chondre pénètrent dans le cartilage et ensuite forment de l'os. Si l'on étudie une surface d'ossification, on voit le périoste montrer des mamelons. Ces papilles périostiques sont formées de tissu conjonctif qui présente au point d'activité un état embryonnaire ; là, la substance est granuleuse, très fine avec des cellules elliptiques ou fusiformes, sans prolongements ni parois distinctes. La substance hyaline est un produit de sécrétion des papilles périostiques ; elle est extra-cellulaire, comme l'osséine des os des autres Vertébrés, mais elle ne s'ossifie que d'une manière intermittente. Les fibres élastiques prennent aussi naissance dans les mamelons du périoste, et l'auteur indique que ces fibres ne sont que la continuation de prolongements qui naissent d'une cellule du tissu conjonctif, ce qui établit leur analogie avec les canaux de la dentine.

L'auteur décrit encore la structure des os de *Cyclopterus*, *Lophius*, qui sont formés d'un système aréolaire renfermant entre ses lamelles un tissu conjonctif. Chez *Diodon* et *Tetrodon*, l'os est beaucoup plus dur ; cependant, il y a des aréoles contenant un tissu

conjonctif fibreux qui s'ossifie dans certains os en renfermant des cellules.

Nous discuterons, quand l'exposé de nos observations nous aura mis à même de le faire, les données d'HARTING. Nous pouvons dire dès maintenant qu'elles se rapprochent beaucoup de la réalité, et nous pouvons nous étonner que, malgré cela, on trouve après lui un certain nombre d'auteurs qui reviennent à l'ancienne conception de LEYDIG et de KÖLLIKER.

C'est ainsi que GÖTTE [81] indique chez *Cyclopterus*, entre les travées osseuses des vertèbres, un tissu renfermant de petites cellules rondes et une substance fondamentale ferme et transparente, d'aspect cartilagineux. Chez *Chironectes*, les cellules de la substance fondamentale cartilaginiforme sont très nettes. Chez *Monacanthus penicilligerus*, il y a un réseau complet de lamelles osseuses, entre lesquelles se trouve partout une belle substance cartilagineuse hyaline claire.

HERTWIG [82], dans les aiguillons cutanés d'*Halieutea stellata*, décrit dans la partie superficielle une substance calcifiée homogène; vers la base, l'aiguillon est percé de quelques cavités occupées par du cartilage; enfin, plus bas, cette pièce est formée de travées, probablement calcifiées, dont les mailles sont remplies par un cartilage transparent à cellules rondes, parcouru par des faisceaux fibreux que l'on voit souvent présenter des ramifications. Chez *Malthe respertilio*, la partie superficielle des plaques coniques, qui forment le squelette cutané, est encore une substance calcifiée homogène. L'intérieur est occupé par une substance cartilagineuse à cellules vésiculeuses; dans ce cartilage descendent verticalement, en se divisant, des faisceaux fibreux qui partent de la partie superficielle.

GÜNTHER [73] avait étudié la structure du squelette des Poissons des grands fonds recueillis par le Challenger; il parle des particularités qu'elle présente et du fait que leur système osseux est souvent très faiblement développé. Les os sont fibreux, fissurés, caverneux, lâchement unis les uns aux autres, avec très peu de matière calcaire; c'est ce qui se présente chez *Trachypterus*, *Plagyodus*, *Chiasmodon*, *Melanocetus*, *Saccopharynx*. Chez d'autres, le cartilage persiste à un degré considérable. D'autre part, dans la caractéristique du groupe des Plectognathes, il cite le fait que leur squelette est incomplètement calcifié.

GRASSI [82] se borne à résumer les résultats du travail d'HARTING sans donner du squelette d'*Orthogoriscus* une description personnelle.

TROIS [84], dans une description de *Ranziana truncata*, donne une assez longue analyse du travail de HARTING, puis, comparant les os du Poisson qu'il étudie avec ceux d'*Orthogoriscus*, il constate qu'ils concordent parfaitement par tous les traits essentiels de leur structure ; mais *Ranziana* présente un développement plus grand de l'os par rapport au cartilage, et en même temps cet os est plus fortement calcifié, les lamelles ossifiées sont plus épaisses, et la substance hyaline un peu plus réduite.

GÖLDI [84], ignorant probablement les travaux que nous venons d'énumérer, ou ne sachant pas y voir une analogie avec ce qu'il voyait chez *Balistes capriscus*, dit à propos des os de ce dernier animal : « La substance osseuse montre, sur toutes les préparations, » une particularité que je n'ai trouvée chez aucun autre Poisson et » qui, à ma connaissance, n'a été décrite par aucun auteur ». Il indique alors que l'os décalcifié du Baliste laisse reconnaître deux substances différentes : à l'intérieur de la masse de *spongiosa* dont les parois ont une épaisseur assez régulière et se teignent fortement, on trouve une substance qui ne possède pour les colorants qu'une affinité très faible. A un plus fort grossissement, sur des coupes minces, on reconnaît dans cette dernière substance un grand nombre de lignes fines, situées autour d'une grande cavité généralement centrale, mais qui ne peuvent se suivre que rarement sous forme de cercles complets. En outre, on voit un certain nombre de lignes à direction radiaire, mais qui, elles aussi, se rendent rarement du centre au réseau de *spongiosa*. La cavité centrale est ronde ou allongée, suivant la forme du réseau de *spongiosa*. Sur la paroi interne de la cavité, il y a des éléments ronds à contenu granuleux, de grandeurs différentes, et irrégulièrement éloignés les uns des autres. Ça et là, la cavité est un peu excentrique. L'ensemble rappelle un peu la structure que présentent les lamelles spéciales qui entourent concentriquement les canaux de Havers.

GÖPPERT [95], partageant la manière de voir de GÖTTE dont il est l'élève, trouve chez *Monacanthus fronticinctus* du cartilage hyalin renfermé dans un réseau osseux. La pointe des arêtes latérales est purement osseuse, mais près de la pièce basale il y a des cavités contenant du cartilage. Sur un exemplaire plus grand, il y a une

multiplication des cavités et du cartilage qui est tout à fait semblable à celui des pièces basales et des corps vertébraux. Il s'appuie sur cette observation pour en tirer des conclusions anatomiques sur ces arêtes latérales, qu'il fait homologues des côtes supérieures des *Crossoptérygiens*.

Notre attention devait naturellement être attirée sur ces os dont tous les auteurs s'accordent à reconnaître la structure comme au moins très particulière, en même temps qu'elle paraissait évidemment difficile à expliquer, puisque les différentes descriptions concordent aussi peu entre elles.

Nous n'avons pu avoir à notre disposition que deux genres de poissons pêchés dans les grandes profondeurs : *Synaphobranchus* et *Symenchelys*. Mais nous n'avons trouvé chez eux aucune particularité remarquable ; il nous ont semblé concorder entièrement avec la structure habituelle aux Physostomes. Mais nous avons pu examiner les os d'un exemplaire de *Trachypterus* appartenant au laboratoire d'Endoume ; on sait que *Trachypterus* est probablement un animal des grands fonds, quoiqu'on le rencontre généralement flottant à la surface de la mer ; tel était le cas pour notre exemplaire, et il avait vécu un jour en captivité. Les os possèdent les caractères macroscopiques signalés par GÜNTHER, c'est-à-dire qu'ils sont très mous, présentent un aspect fibreux, caverneux, avec si peu de matière calcaire que l'on peut y faire, au rasoir, des coupes assez fines, directement et sans décalcification. Les os minces, tels que ceux de l'opercule, les côtes, ont une constitution semblable à celle des os d'un *Acanthoptérygien* ordinaire. Mais si nous faisons l'étude d'un os plus volumineux, une vertèbre, par exemple, nous verrons immédiatement que la constitution en est très curieuse.

Sur la corde, dont la disposition ne présente aucune particularité, repose directement une couche osseuse très mince, un peu plus épaisse au niveau de l'insertion du ligament intervertébral. S'étendant d'une extrémité à l'autre de la vertèbre, suivant la direction de son axe, courent un certain nombre de lamelles qui reposent d'un côté sur la couche osseuse de revêtement de la corde et, d'autre part, s'étendent jusqu'à la périphérie. Sur une coupe transversale (Pl. VII, fig. 6), on voit leurs sections disposées comme des rayons de roue (*tro*), qui s'appuient sur le mince cercle osseux entourant la corde (*loc*). Ces rayons ne demeurent pas simples

jusqu'à la périphérie; à une certaine distance de la corde ils se dédoublent, et les deux traits ainsi formés prennent une course un peu onduleuse, se rapprochant et s'écartant l'un de l'autre; la plupart du temps, là où les deux traits se sont rapprochés, ils arrivent en contact, ou bien ils s'envoient une petite anastomose. En tous cas, on voit que les deux lamelles issues par division de la première, restent tout à fait solidaires l'une de l'autre. Dans leur intervalle est comprise une moelle lâche, avec des fibrilles irrégulièrement entrecroisées et quelques cellules conjonctives (fig. 85). Les rapports des lamelles primitives entre elles sont, au contraire, beaucoup moins étroits. Ce n'est guère qu'à la base que l'on peut distinguer quelques lamelles anastomotiques. A la périphérie de ces lamelles se voit un très grand nombre d'ostéoblastes amassés contre leur bord, par conséquent autour de l'extrémité du trait qui représente leur section. C'est de cette façon que se fait l'accroissement en épaisseur de la vertèbre. Son accroissement en longueur se produit de la même façon que chez les autres Poissons, aux dépens du ligament intervertébral.

Les lamelles ossifiées sont formées de substance ostéoïde; on voit à leur surface des noyaux de cellules plates; il en part un grand nombre de fibres conjonctives qui se répandent dans la moelle interlamellaire.

On comprend qu'un os ainsi constitué serait par lui-même d'une très grande fragilité, et ne pourrait jouer qu'un rôle squelettique très imparfait. Pour remédier à cet inconvénient, la substance médullaire située entre ces lamelles acquiert une fermeté plus grande que cela n'est habituel chez les autres Poissons. Les fibres qui portent des lamelles (Pl. VII, fig. 7) s'enchevêtrent en grand nombre et, par leur feutrage, forment une masse assez dense; mais il y a probablement aussi une substance interstitielle vitreuse et homogène, d'une consistance assez ferme, analogue peut-être à celle qui donne sa fermeté au tissu muqueux du museau des Sélaciens. On voit encore, disséminés entre les fibres conjonctives, un certain nombre de cellules et quelques capillaires sanguins, qui, venus de la périphérie, s'avancent en direction radiaire vers le centre de la vertèbre. — Le tout est entouré d'une couche fibreuse assez dense, dont les fibres sont la plupart à direction circulaire, mais s'infléchissent aux points de rencontre des lamelles, points d'où elles envoient dans la moelle un grand nombre de faisceaux fibrillaires.

Trachypterus, ne nous montre donc pas une forme nouvelle de substance osseuse ; les lamelles qui constituent ses os sont des lamelles ostéoïdes, comme celles de beaucoup de poissons osseux ; mais ce qu'il y a de particulier, c'est la réduction de cette substance osseuse et sa disposition régulière, comme aussi la part restreinte qu'elle prend dans le rôle de soutènement de l'organisme, rôle qui est rempli en grande partie par la modification particulière de la moëlle.

Les os de *Lophius piscatorius* sont aussi assez mous, et rentrent dans la catégorie que nous nous sommes proposé d'étudier ici. Ainsi que HARTING l'avait indiqué, ils forment un système aérolaire dont les cavités sont remplies par un tissu conjonctif. Sur la coupe transversale d'une vertèbre, la disposition générale des lamelles osseuses qui circonscrivent ces aréoles est perpendiculaire à la gaine de la corde ; d'autres lamelles croisent les premières transversalement et les réunissent entre elles. Mais quand ces os atteignent une grande taille, cette disposition perd beaucoup de sa régularité. Pour comprendre bien cette disposition, il faut étudier la périphérie de la vertèbre, qui est une zone d'accroissement. On voit, là, un certain nombre de travées faire saillie vers l'extérieur ; ces travées se montrent entourées d'un grand nombre d'ostéoblastes, qui indiquent un état de grande activité végétative. Ces travées sont parfois bifurquées, parfois elles présentent plusieurs branches. Vers leur extrémité elles sont un peu effilées, et les ostéoblastes descendent sur une petite longueur le long de leur surface, ce qui prouve qu'elles s'épaississent un peu. Sur toute la surface de ces travées s'insère un très grand nombre de fibres et de faisceaux conjonctifs, beaucoup plus volumineux et plus abondants que chez *Trachypterus*, mais qui se ramifient un grand nombre de fois et forment un feutrage serré, donnant encore à la substance médullaire de cet animal une très grande fermeté. Il est encore possible qu'une matière interstitielle, amorphe et vitreuse, soude entre elle toutes ces fibres, mais leur enchevêtrement est tellement inextricable que le tissu ainsi constitué, pourrait bien ne devoir qu'à lui-même sa grande solidité. Il arrive souvent que ces faisceaux conjonctifs s'insèrent sur les travées, en très grand nombre en un même point, et se soudent même entre eux, au niveau de ce point d'insertion. A mesure que l'animal vieillit, cette partie où les faisceaux sont soudés

peut s'ossifier peu à peu, et il y a des endroits assez nombreux où le passage de la substance ostéoïde au tissu fibreux de la moelle se fait ainsi d'une façon progressive et sans limite bien tranchée. Au milieu de ce tissu fibreux se trouvent les vaisseaux sanguins et des cellules conjonctives fusiformes ou branchues, à prolongements aussi volumineux que le corps lui-même.

La disposition des os de *Lophius* est ainsi très comparable dans son ensemble à celle que nous avons rencontrée chez *Trachypterus* ; il n'y a évidemment pas identité, mais, ce que nous y distinguons parfaitement, c'est une très grande minceur des travées osseuses proprement dites, avec un état particulier de la moelle, qui donne à cette dernière une consistance suffisante pour compenser, au point de vue de la solidité du squelette, cette grande délicatesse de la charpente ossifiée.

Nous n'avons malheureusement pas pu nous procurer d'os de *Cyclopterus lumpus*, non plus que des os des autres Poissons que nous avons énumérés. Il est probable que la structure de beaucoup d'entre eux se rapprocherait de celle que nous venons d'étudier ; mais peut-être aussi quelques-uns présenteraient-ils de l'analogie avec le mode de constitution que nous allons rencontrer chez les *Plectognathes*, constitution que nous avons pu étudier sur un nombre suffisant d'exemplaires de différents groupes et dont nous croyons pouvoir donner une interprétation satisfaisante.

Décrivons d'abord l'os de l'*Orthogoriscus mola*, car il présente les caractères particuliers au groupe d'une façon beaucoup plus accusée. Quand nous aurons acquis des notions précises sur sa structure et son mode de développement, nous verrons, par l'examen des autres formes de *Plectognathes*, comment on peut ramener cet os au type normal des *Téléostéens* et quelle est la signification du changement qu'il a subi.

Étudions d'abord une pièce purement osseuse, telle qu'un corps vertébral, ou une des quatre baguettes osseuses parallèles qui forment la partie interne de la ceinture scapulaire (Pl. VII, fig. 9). On peut, comme l'indiquent les auteurs, sectionner ces parties avec une grande facilité et même en obtenir des coupes microscopiques sans préparation préalable ; mais il est préférable d'opérer après décalcification. Dans ces conditions, l'examen le plus rapide suffit à faire voir l'apparence décrite par HARTING, celle d'un réseau de

trabécules osseuses, dont l'intervalle est occupé par une matière hyaline et transparente. Quelques-unes des ces travées sont plus volumineuses que les autres, plus ou moins parallèles, ou divergeant légèrement en éventail; les principales de ces travées sont généralement normales à la surface de la pièce osseuse. Elles forment une sorte de cloisonnement principal que les travées secondaires plus petites divisent à leur tour en compartiments plus réduits; mais le tout est loin d'être régulier, ainsi que peut le montrer la figure.

A quoi le réseau de travées que nous voyons sur la coupe correspond-il? Est-ce à un système de travées véritables, réparti au milieu de la substance fondamentale hyaline, ou, au contraire, voyons-nous simplement des sections de lamelles, formant un système d'aréoles, qui sont remplies par la substance hyaline. Il est certain qu'il y a des lamelles; HARTING en a parfaitement figuré; mais ces lamelles ne sont pas entières, elles présentent des fenestrations. Sur les coupes, il arrive parfois de voir de face de pareilles lamelles; mais si toute la substance osseuse était ainsi disposée, ce dernier cas devrait se présenter plus souvent. Il est probable que l'on a essentiellement un réseau de travées de tailles diverses, s'anastomosant assez régulièrement; mais ces travées peuvent revêtir toute les formes, depuis celles de simples tiges cylindriques jusqu'à celle de véritables lamelles.

La substance qui constitue ces travées et à laquelle, à l'exemple des auteurs qui nous ont précédé, nous avons donné le nom de substance osseuse, montre effectivement tous les caractères de ce tissu. L'une de ces travées ne diffère en rien, par exemple de celles que nous avons décrites chez *Lophius* et *Trachypterus*; elle est bien réellement constituée par de la substance ostéoïde, se colore de la même façon, se montre plus ou moins fibreuse suivant l'os que l'on considère. Elles ne renferment pas de cellules en général; pourtant elles peuvent en contenir parfois, dans des cas sur lesquels nous reviendrons. Comme l'indique HARTING, de chacune des surfaces de travées osseuses partent des fibres particulières qui pénètrent dans la masse hyaline (Pl. VII, fig. 11), se divisent et s'amincissent. Comme leur course est ondulée et qu'elles sont très longues, on ne peut voir leur terminaison. Ces fibres arrivent obliquement contre les travées (Pl. VII, fig. 11) et se poursuivent à leur intérieur où elles sont ossifiées. Leurs caractères d'ossification ne cessent pas d'un seul coup, mais il semble, au contraire, que c'est par une gradati

insensible qu'ils diminuent et disparaissent en s'éloignant du point d'insertion. En un mot, les travées osseuses sont constituées par des fibres ossifiées qui, après un certain trajet, s'étendent dans la substance intertrabéculaire en reprenant peu à peu la constitution de simples fibres conjonctives. C'est donc encore là un état très comparable à celui de *Trachypterus* et *Lophius*, où nous avons vu les nombreuses fibres, s'insérant sur les travées osseuses, présenter des caractères analogues.

Mais la *substance hyaline* intertrabéculaire est la partie la plus curieuse des os qui nous occupent. Il suffit de l'examen le plus superficiel pour se rendre compte qu'HARTING a raison, contrairement à KÖLLIKER, LEYDIG, GËTTE : *cette substance hyaline n'est pas du cartilage*. Nous n'avons pas refait les analyses d'HARTING, mais il est impossible d'obtenir les réactions électives de la safranine la coloration particulière par l'hématoxyline et un grand nombre de couleurs d'aniline qui sont caractéristiques de la substance cartilagineuse. La principale caractéristique de cette masse, c'est *la faible affinité qu'elle présente pour tous les réactifs colorants* (Pl. VII, fig. 8-11), l'hématoxyline et les couleurs d'aniline la colorent à peine, ou bien alors donnent à toutes les autres parties de la préparation une teinte extrêmement foncée. Le carmin, après l'action d'un fixateur chromique, est une des substance qui la colorent le mieux et permettent d'en élucider la constitution : parfois on y voit une fine fibrillation, parfois des sections de fibres qui se montrent comme une ponctuation. La grandeur des fibrilles est très variable ; il y a toutes les transitions entre les plus fines d'entre elles et les grosses fibres que l'on voit se détacher des parois des aréoles ; elles peuvent avoir, dans leur ensemble, une même direction ou s'entrecroiser plus ou moins irrégulièrement. En tous cas, elles forment un feutrage assez dense qui donne à la substance hyaline une charpente fibreuse. Si l'on examine un endroit où il existe seulement une fine ponctuation, ce qui indique que les fibrilles sont toutes orientées dans le même sens et qu'elles ont été coupées en travers, on voit que tous les petits points correspondant aux sections des fibrilles sont isolés les uns des autres. Il est probable que les espaces entre ces fibrilles sont remplis par une substance amorphe où ces éléments sont noyés, substance analogue à celle du tissu muqueux ferme.

Il est fort étonnant que HARTING prétende n'avoir vu que très

exceptionnellement des cellules dans cette substance fondamentale, étant donnée l'exactitude de ses autres observations. Les auteurs qui l'ont précédé les avaient pourtant parfaitement vues, bien qu'en se trompant sur leur signification. *Ces cellules sont au contraire très abondantes*, et on en trouve dans toutes les parties du squelette. L'auteur hollandais pense que la croyance à l'existence de ces cellules était due aux aspects présentés par la section transversale des grosses fibres conjonctives; celles-ci, se montrant alors comme de petits cercles auraient pu être comparées à des cellules cartilagineuses. On ne peut que confirmer entièrement l'existence de ces sections de fibres, et il est fort possible, en effet, que certains observateurs les aient prises pour des cellules (Pl. VIII, fig. 3). Mais il y a, à côté d'elles, de véritables cellules, dont le protoplasma et le noyau se colorent d'autant plus facilement que la substance intersticielle est réfractaire à l'action des teintures. Il y a aussi des cas où ces cellules sont appliquées contre les fibres en question et les embrassent même complètement. Sur la coupe, on voit alors nettement la section de la fibre, le noyau et le protoplasma en forme de croissant, dont la partie épaisse correspond à ce noyau, tandis que son contour interne s'appuie sur la section de la fibre.

Les aspects présentés par ces cellules sont éminemment variables; leur abondance, leur forme, leur taille, leurs relations sont autant de caractères qui ne présentent aucune espèce de fixité. — Il y a des points où elles sont peu abondantes; il en est particulièrement ainsi dans les parties anciennement formées. En ces points elles sont également sans relations les unes avec les autres, leur taille est plus faible, elles sont plus arrondies. Dans les parties en voie de formation elles sont plus abondantes, forment de petits îlots de deux à cinq ou davantage (Pl. VIII, fig. 2); elles sont volumineuses. Dans certaines régions, facilement reconnaissables, à un faible grossissement, à ce qu'elles forment des taches plus vivement colorées, un examen attentif montre que la substance fondamentale est plus lâchement et plus grossièrement fibrillaire; là, les cellules sont beaucoup plus irrégulières, nombreuses, abondamment anastomosées; elles se colorent plus vivement que dans les autres parties (Pl. VIII, fig. 4).

Dans les préparations fortement colorées au carmin, on peut voir autour des cellules une petite région claire, arrondie; l'aspect est alors analogue à celui que présentent des cellules cartilagineuses

rétractées dans leur capsule ; mais cet aspect n'est pas net, on n'a pas là une cavité bien délimitée. Avec les autres colorants, nous n'avons pas pu retrouver cette apparence dans les cellules isolées ; mais dans les régions en voie de formation cette même zone claire circonscrit les petits amas de cellules mentionnés plus haut (Pl. VIII, fig. 2). Or, nous le verrons plus loin, ces amas et même les cellules isolées sont des points de formation de la substance intersticielle ; la zone claire correspond probablement à une partie plus jeune et moins colorable de cette masse fondamentale.

Le protoplasma des cellules est loin d'avoir partout la même constitution ; dans les régions lâchement fibreuses, où les cellules sont plus abondantes, le protoplasma, assez vivement coloré, se montre, à un fort grossissement, assez homogène (Pl. VIII, fig. 1) ; les cellules irrégulières ont de nombreux prolongements anastomosés ; parfois elles sont très rapprochées, ou bien encore on voit deux noyaux dans une cellule unique. Dans les autres régions le protoplasma est spumeux (Pl. VIII, fig. 5) ; on voit une série de cercles clairs correspondant à des bulles dont la taille augmente en s'éloignant du noyau. Parfois deux cellules, encore en contact par une très large surface, provenant probablement de la division d'une même cellule, présentent dans leur zone de contact un pareil protoplasma avec de très grosses bulles, plus volumineuses que dans le reste ; dans d'autres, les cercles clairs sont si grands que les deux cellules ne semblent plus unies que par quelques filaments protoplasmiques à trajet arrondi (Pl. VIII, fig. 8, *a b c*). La surface entière de la cellule est entièrement garnie de prolongements du corps cellulaire ; les uns sont assez volumineux et s'étendent loin ; ils servent parfois à établir une anastomose entre deux cellules assez distantes l'une de l'autre ; mais un grand nombre sont très petits, très fins et rendent la surface entièrement épineuse. Ils ont toujours, en effet, la forme d'épine, leur base étant un peu plus élargie ; les espaces qui les séparent les uns des autres sont arrondis et semblent être la continuation des bulles intersticielles de la cellule, comme si ces bulles, augmentant de volume, individualisaient de plus en plus puis isolaient tout à fait les prolongements en question (1).

(1) Ce mode de formation des prolongements protoplasmiques se retrouve pour les éléments du système nerveux, ainsi que l'a décrit récemment OLMER (*Comptes rendus de la Société de Biologie*, novembre 1899).

Il est absolument nécessaire, pour compléter les notions que nous venons d'acquérir sur l'os de l'*Orthogoriscus*, d'examiner son développement ; le cartilage s'ossifie peu chez la Mole ; nous avons vu l'état auquel s'arrête l'ossification endochondrale. Le *premier dépôt osseux, qui se forme à l'intérieur des canaux médullaires constitués par la résorption du cartilage, est une couche compacte ostéoïde*, semblable à la substance des travées ou des lamelles des pièces osseuses (Pl. VII, fig. 8) ; dans certaines cavités l'ossification s'est arrêtée là ; dans d'autres, plus âgées, on voit en dedans une couche plus ou moins épaisse de masse hyaline ; celle-ci présente une striation concentrique et renferme un certain nombre de cellules ; la fibrillation de la masse hyaline est plus fine que partout ailleurs.

A la périphérie d'une pièce cartilagineuse telle, par exemple, que le demi-cylindre cartilagineux de la ceinture scapulaire, se manifeste une ossification périostique (Pl. VII, fig. 8). *Elle commence par le dépôt d'une lamelle ostéoïde* d'une épaisseur régulière et qui s'étend uniformément sur toute la surface du cartilage ; cette lamelle n'a qu'une faible épaisseur ; on en voit partir une série de travées normales ou obliques par rapport à sa surface, réunies également par des travées transversales. Les premières de ces travées, en arrivant à la surface de la lame osseuse opposée au cartilage, font une saillie très forte au milieu des masses fibreuses environnantes. *La substance hyaline ne se trouve qu'en retrait* par rapport à ces pointes d'accroissement.

Les masses squelettiques qui constituent les épines neurales et hémiales ne s'ossifient pas véritablement ; à une certaine distance et parallèlement au cartilage, se trouve une lamelle osseuse (Pl. VII, fig. 10, *l o*). Celle-ci s'accroît sur ses deux faces, mais notablement plus du côté externe que vers le cartilage. Une lamelle ostéoïde continue s'étend parallèlement au cartilage. Elle offre cette particularité de présenter dans sa partie médiane un assez grand nombre de cellules (*clo*). Ces cellules sont entourées d'une petite zone claire ; il est probable que chacune de ces cellules n'est pas l'homologue d'une cellule osseuse véritable, mais au contraire plutôt d'une petite aréole renfermant une ou deux cellules réunies par un peu de substance hyaline. — Des deux côtés de cette lamelle axiale, s'élèvent des travées suivant une direction perpendiculaire ; vers le cartilage ces travées sont assez courtes, en général simples ;

vers l'extérieur elles sont beaucoup plus longues ; les plus importantes d'entre elles présentent à plusieurs reprises des branches, des bifurcations, parfois de simples bourgeons. Les parties en voie de forte élongation, surtout celles qui sont très branchues et manifestent ainsi un accroissement intense, proéminent toujours beaucoup dans le tissu fibreux environnant. La masse hyaline, très en retrait, se forme pour ainsi dire dans des creux, comme une masse de remplissage des espaces intertrabéculaires. Il est probable que la lamelle axiale est la partie primitivement formée ; les travées qui en partent se développent ensuite pour produire l'épaississement de l'os entier.

A la périphérie de l'une des quatre baguettes osseuses centrales de la ceinture scapulaire, nous voyons le même accroissement intense des travées (Pl. VII, fig. 9). Les plus importantes, celles suivant lesquelles semble être ordonné l'ensemble de la charpente, s'avancent en pointes plus longues dans le tissu fibreux. La matière hyaline se montre encore comme une formation tardive.

L'intervalle des travées de différentes sortes est occupé par un assez grand nombre de vaisseaux.

Portons soigneusement notre attention sur l'une de ces pointes d'accroissement des travées ostéoides (Pl. VII, fig. 9) ; nous voyons qu'elle est entièrement recouverte d'une couche serrée d'ostéoblastes, disposés en couche épithélioïde comme c'est le cas général. Là où la croissance est le plus intense, les ostéoblastes sont accumulés sur plusieurs rangs, formant une couche épaisse autour de l'extrémité de la travée. A mesure que celle-ci s'allonge, les ostéoblastes subissent un déplacement latéral et forment une couche sur les côtés ; cette couche est là moins épaisse.

En arrivant au niveau de la ligne où commence la substance hyaline, nous constatons que le bord de celle-ci est également recouvert d'une couche de cellules qui lui forment un revêtement continu (Pl. VIII, fig. 1), semblable à la couche ostéoblastique des travées (*ch y*). Le noyau de ces cellules est net et volumineux ; leur protoplasma granuleux se colore fortement ; elles s'envoient les unes aux autres des prolongements anastomotiques et s'unissent de même aux cellules du tissu conjonctif situées à l'extérieur. *La ligne de ces cellules est absolument continue avec celle des ostéoblastes* (Pl. VIII, fig. 1) ; elles ont l'air, en somme, de constituer une seule et

même couche, appliquée intimement sur les travées ostéoïdes dans les parties où il n'y a pas de substance hyaline, mais séparées d'elles par toute l'épaisseur de cette substance quand celle-ci existe.

Les cellules de la substance hyaline proviennent de cette couche ; il est facile, en différents endroits, de voir la pénétration de quelqu'une de ces cellules par un mécanisme semblable à celui suivant lequel les cellules osseuses pénètrent à l'intérieur de l'os en voie de développement. Mais il y a une différence importante entre ces cellules et les ostéoplastes. Ceux-ci ne se multiplient pas et ne contribuent pas à l'accroissement de l'os ; la seule activité formatrice qu'ils puissent manifester est de pousser peut-être un certain nombre de filaments et de différencier autour d'eux-mêmes et de ces filaments une membrane capsulaire résistante. *Les cellules de la substance hyaline, au contraire, sont capables de multiplication* ; en effet, si l'on examine le voisinage du bord d'accroissement, ces cellules sont surtout isolées, ou groupées par deux ou trois (Pl. VIII, fig. 1) ; les groupes où il y a de quatre à cinq cellules (Pl. VIII, fig. 2) sont situés plus profondément ; enfin nous avons vu que, dans les parties anciennement formées, les cellules sont généralement isolées. Il est donc probable que les cellules englobées dans la masse hyaline commencent par se multiplier, puis cessent à un moment donné. Les zones claires que l'on voit autour de ces amas, le fait que ces cellules se retrouvent plus tard isolées, permettent de penser qu'un accroissement interstitiel de la masse hyaline a lieu, accroissement dû à l'activité propre des cellules. Nous avons vu que certains auteurs avaient comparé cette masse intertrabéculaire à du cartilage ; il est certain que *ce mode d'accroissement est comparable à celui du dernier tissu* ; mais avec la consistance particulière des deux tissus, c'est le seul point sur lequel on puisse établir entre eux une comparaison, et cette propriété ne leur est pas particulière ; on ne peut donc pas leur assigner une étroite parenté.

Dans les parties plus anciennement formées, dans le corps d'une masse osseuse, on voit des espaces médullaires vrais occupés par un tissu conjonctif lâche et renfermant des vaisseaux (Pl. VII, fig. 8 et 9, *cm*). Ces espaces sont généralement bien nettement délimités contre la substance hyaline, et de ce fait celle-ci ne peut pas être confondue avec de la moelle osseuse différenciée d'une façon particulière, comme chez *Trachypterus* ou *Lophius*. Pourtant, les espaces plus colorés, plus fibreux, que nous avons signalés pour l'abondance et la forme

particulière de leurs cellules, ces espaces se rapprochent beaucoup de la moelle; ils sont intermédiaires par leur aspect entre les deux formations. Il est difficile de dire si c'est de la substance hyaline ayant acquis un caractère particulier, ou si ce sont des points de passage entre ce tissu et la moelle. Le fait n'a qu'une importance relative, même dans le cas où cette dernière hypothèse serait vraie, car nous avons établi que, d'une manière générale et au moment de leur formation, les deux substances sont indépendantes.

En ce qui concerne le mécanisme intime du mode de formation de la substance hyaline, nous pouvons ajouter les indications qu'a pu nous fournir une observation attentive. Examinons dans l'eau le bord d'accroissement d'une préparation colorée à la thyonine ou au violet de méthyle en solution très faible. Le protoplasma des cellules et ses prolongements se colorent en bleu, les fibrilles de la masse hyaline en verdâtre, et l'on voit une *continuité absolue entre ces fibrilles et les prolongements cellulaires*. Il semble évident que ces derniers donnent naissance directement aux fibrilles, que celles-ci sont un produit de transformation de ceux-là. Si alors nous songeons que la surface des cellules présente une infinité de petites épines, surtout abondantes dans les parties de deux cellules contiguës qui se font face, si l'on considère l'abondance des bulles qui rendent spumeuse et même réticulaire la périphérie du protoplasma, nous pensons être bien réellement là en présence du mécanisme de formation de l'ensemble: une production abondante de bulles muqueuses qui isolent des filaments protoplasmiques; ceux-ci se transforment en fibrilles, tandis que les bulles en confluant forment la substance muqueuse amorphe interfibrillaire. Mais nous rentrons là dans le mode général de développement des tissus conjonctifs, et malgré la compétence des auteurs tels que ZACHARIADÈS qui arrivent à une conclusion comparable, nous ne nous sommes pas suffisamment occupés de ces questions pour pouvoir leur donner toute l'importance qu'elles méritent.

La constitution du squelette d'*Ostracion cubicus* rappelle entièrement celle d'*Orthogoriscus*; les os ont une structure alvéolaire, les intervalles des travées ostéoïdes étant occupés par une masse hyaline tout à fait comparable à celle de la Mole. Il y a pourtant des différences de détail; du reste, les exemplaires que nous avons eus à notre disposition étaient de petite taille et il y a forcément des

différences entre une vertèbre de deux ou trois millimètres de diamètre et le même os de l'*Orthogoriscus* qui atteint deux centimètres. Les travées ostéoïdes sont plus épaisses, leur aspect est plus massif; la substance hyaline est plus réduite comparativement à la fois aux travées et aux espaces médullaires; les fibres qui la traversent sont très abondantes et très grosses, parfois si nombreuses qu'elles forment la majeure partie du contenu de l'alvéole. On voit encore des cellules au milieu de cette masse muqueuse, mais nous ne pouvons rien dire de leur constitution, l'état de conservation de nos pièces n'étant pas satisfaisant.

Chez les *Balistidés*, on retrouve la substance hyaline, qui constitue cette matière faiblement colorable dont parle GÖLDI. Son abondance varie beaucoup suivant les espèces; elle peut remplir presque complètement les espaces intertrabéculaires ou être, au contraire, extrêmement réduite et même parfois complètement absente. D'une façon générale, les travées ostéoïdes sont beaucoup plus épaisses et aussi plus compactes que chez la Mole; on n'y trouve que très rarement des cellules, et nous n'y avons pas vu de fibres protoplasmiques, comme chez les *Tetrodontidés*.

Sur une vertèbre de *Balistes viridescens*, les doubles cônes sont massifs, épais, au niveau de leurs articulations; ils ressemblent tout à fait à ceux d'un *Téléostéen* ordinaire; sur une certaine épaisseur on ne voit aucune cavité médullaire; puis de très petites cavités allongées suivant l'axe du double cône se montrent, circonscrites par des travées encore volumineuses. Les faisceaux fibreux du ligament intervertébral pénètrent dans ces cavités médullaires et, peu à peu, viennent s'appliquer sur leurs parois; ces faisceaux occupent surtout la partie médiane de la cavité et sont séparés de la paroi par un tissu plus fin. Dans les petits trajets médullaires, on ne distingue pas de substance hyaline contre les parois. Sur une coupe transversale (Pl. VIII, fig. 6), on peut se rendre compte que les arcs sont formés de travées plus volumineuses que le reste de la vertèbre; les espaces intertrabéculaires sont peu développés, à la façon de ce que nous avons vu dans le double cône, avec peu ou pas de matière hyaline. Le reste de la vertèbre, entre les arcs, est formé d'un certain nombre de travées rayonnantes, assez épaisses, composées parfois à leur périphérie; elles ont alors quelques cavités médullaires de faible taille, présentant

une petite quantité de matière hyaline (*cm*). Les espaces compris entre ces travées sont cloisonnés par d'autres travées plus minces, interceptant des cavités médullaires plus étendues que celles que nous avons vues jusqu'à présent (*cm*). Le centre de ces espaces est occupé par de la moelle plus ou moins fibreuse ; entre la moelle et la paroi est la substance hyaline assez abondante. Celle-ci présente bien les caractères indiqués par GÖLDI : elle se colore très faiblement par les réactifs, elle est finement striée circulairement et montre des fibres à direction radiaire. Il est facile de constater que ces fibres sont disposées obliquement par rapport aux parois de l'alvéole, ce qui explique la remarque de GÖLDI qu'on ne peut pas les suivre depuis la moelle jusqu'à la paroi osseuse. Sur les coupes de canaux médullaires effectuées suivant leur longueur, les faisceaux qui occupent le centre de la moelle envoient obliquement des fibres à travers la couche hyaline qui recouvre la substance ostéoïde, fibres qui viennent se perdre dans la masse de celle-ci. On ne voit pas de noyaux cellulaires sur la surface des travées osseuses, mais on en distingue parfaitement sur la ligne de séparation de la substance hyaline et de la moelle. La croissance s'effectue, comme nous l'avons vu chez la Mole, par des pointes d'accroissement des travées ostéoïdes ; mais ces pointes proéminent ici moins fortement ; de même la substance hyaline commence moins loin d'elles ; sa ligne de formation arrive beaucoup plus obliquement contre la travée. On voit très nettement sa couche formatrice se continuer latéralement avec la couche des ostéoblastes. Quelques cellules se rencontrent dans la masse hyaline, dans les points où celle-ci est bien développée.

Comparé à l'os de la Mole, l'os de *B. viridescens* offre un développement beaucoup plus considérable des travées et une réduction correspondante dans la substance fondamentale. Mais la correspondance de ces deux substances et de leurs relations est complète. Il est intéressant de voir ici cette formation commencer moins brusquement ; de plus, la limite entre elle et la travée ostéoïde n'est pas d'une netteté absolue.

Chez *B. Melanichthys*, le système des travées radiaires est plus mince que chez *B. viridescens* ; elles s'élargissent et ne deviennent composées qu'à la périphérie ; les travées intermédiaires sont plus minces et forment des alvéoles plus grandes. La substance hyaline est plus finement striée circulairement, les fibres radiaires sont

moins grosses ; elle est moins développée par rapport au volume de la moelle centrale. Les cellules sont assez abondantes, dans cette masse hyaline ; il ne semble pas qu'elles soient d'ordinaire réunies par des anastomoses ; elles sont plutôt rondes, isolées, comme remplissant des cavités arrondies creusées dans la substance hyaline, ce qui, peut-être, pourrait permettre de les prendre à première vue pour du cartilage, comme l'avait fait GÖPPERT, pour *Monacanthus*. La moelle est granuleuse, compacte, plus ferme que dans l'espèce précédente.

Chez *B. capriscus*, on voit un système de travées très compactes, creusées de petites cavités sériées qui ne renferment que de la moelle vasculaire. Les espaces intertrabéculaires sont cloisonnés par des travées beaucoup plus petites ; la substance hyaline offre le même mode de fibrillation ; elle renferme des cellules.

Dans *B. erythrodon*, les travées sont plus épaisses, la substance hyaline beaucoup moins développée ; on ne rencontre que très exceptionnellement des cellules à son intérieur.

Dans *B. undulatus*, il y a autour de la corde un certain nombre de grosses travées compactes, contenant de petites cavités médullaires où la substance hyaline existe à peine ; on voit même, en certains points très rares, de véritables formations haversiennes. Même dans les aréoles intermédiaires plus vastes, la substance hyaline est très peu abondante et formée tardivement ; elle se borne à tapisser les cloisons et son épaisseur atteint rarement celle de ces dernières. Nous n'y avons pas vu de cellules.

Dans la famille des *Tétrodon*idés, les os deviennent plus massifs et compactes ; les travées de certaines parties sont épaisses, et forment des pièces squelettiques se rapprochant tout à fait de celles des autres Poissons ; c'est principalement le cas des vertèbres. Les autres os peuvent au contraire être formés de travées délicates, comme c'est le cas pour beaucoup d'os du crâne. Dans une coupe du maxillaire inférieur de *T. reticulatus*, les travées sont assez minces, allongées (Pl. VIII, fig. 7) ; leur partie libre est recouverte de nombreux ostéoblastes. Les espaces intertrabéculaires renferment une moelle lâche, plus ou moins grossièrement fibreuse suivant les pièces osseuses considérées. Quand les travées sont ainsi peu épaisses, elles sont formées de substance ostéoïde simple (*bro*). Dans les travées plus volumineuses, on trouve quelques cellules osseuses et quelques canalicules dentaires. Il existe, dans certaines alvéoles, une proportion

assez notable de substance hyaline, quoique la quantité en soit toujours moindre que chez les *Balistidés*. Cette substance hyaline est nettement fibrillaire, sans cellules ; du côté de la moelle, elle est revêtue d'un assez grand nombre de cellules. Comme chez les *Balistidés* et *Orthogoriscus*, il n'y a pas de cellules contre la substance ostéoïde ; celle-ci n'est pas nettement délimitée de la substance hyaline. Les fibres médullaires traversent cette dernière pour se porter sur les travées.

Si, partant du fond d'un espace intertrabéculaire, on se rapproche de l'extrémité de travées, on voit l'épaisseur de la substance hyaline diminuer et elle forme alors un simple cordon mince, entre la moelle et la travée. Cette bordure claire, difficilement colorable, est bien caractérisée par le fait qu'elle tient toutes les cellules écartées de la substance ostéoïde et les empêche d'être appliquées sur cette dernière comme dans la majorité des os. Mais ce qui caractérise bien les *Tétrodontidés*, c'est que cette mince bordure, en continuité avec les masses plus volumineuses de substances hyaline, se poursuit à l'extrémité des travées en voie d'accroissement, jusqu'au-dessous de la couche des ostéoblastes, (*sfnc*) au lieu de se terminer, brusquement, comme chez *Orthogoriscus*, ou obliquement comme chez les *Balistidés*, à une certaine distance de cette extrémité.

Dans toutes les parties osseuses existe cette bordure claire ; elle représente, sur le pourtour de toutes les travées, la substance hyaline si développée dans les groupes que nous avons étudiés d'abord. La structure fibreuse en est manifeste. Sur la ligne d'élongation du double cône vertébral, elle est formée par la portion la plus superficielle de ce double cône. Nous connaissons le mode de formation de celui-ci, par ossification du ligament intervertébral, par conséquent la zone claire est également formée par une portion des faisceaux de ce dernier.

Nous avons vu que, dans une travée osseuse quelconque en voie d'accroissement, la partie superficielle, immédiatement au-dessous des ostéoblastes, se présente comme une bordure claire ; cette apparence est due à ce que l'ossification est moins avancée que dans les parties plus anciennes. Chez les *Tétrodontidés*, la bordure claire, située en dessous des ostéoblastes a la même signification, mais elle est plus développée (*sfnc*). Chez les Poissons des autres groupes, en redescendant le long de la travée, les anciens ostéoblastes perdent leur activité, en même temps que la substance osseuse est ossifiée

jusqu'à leur niveau. En perdant leur activité ils s'aplatissent, s'étalent et deviennent les cellules que nous avons décrites comme cellules propres de la substance ostéoïde. Chez les *Tétrodontidés*, elles conservent probablement encore un peu leur activité et continuent l'accroissement de la travée, mais elles ne le font que faiblement, et incomplètement en ce sens que la substance ainsi formée ne se calcifie pas ; ce dernier fait explique pourquoi la travée calcifiée a une épaisseur uniformes en ses différentes parties, tandis que la faible couche non calcifiée qui la recouvre à son extrémité s'épaissit peu à peu et acquiert une importance notable dans les parties anciennes. Chez les *Balistidés*, cette formation hyaline secondaire a acquis plus d'importance, plus d'autonomie, car on ne distingue pas nettement, au niveau des ostéoblastes la zone claire non calcifiée ; mais au contraire ceux-ci, au lieu de ne conserver qu'une activité très faible, montrent encore une vigueur assez grande et donnent à la travée une épaisseur beaucoup plus considérable que son épaisseur primitive ; mais cet épaississement ainsi acquis secondairement n'aboutit pas à la calcification et forme la masse hyaline fibreuse qui recouvre les travées. Enfin, chez *Ostracion*, chez *Orthogoriscus*, ce processus est poussé à ses dernières limites ; les travées restent d'une grande minceur et s'accroissent très rapidement, comme pour établir à la hâte une charpente de l'os. Les ostéoblastes qui se continuent à leur surface arrivent alors, à un moment donné, à reprendre une nouvelle activité, mais dirigée vers un but différent ; elles manifestent avec une très grande activité la fonction d'épaississement ; cette action s'opère vite, afin de combler les vides énormes laissés par le rapide accroissement des travées. La hâte avec laquelle s'exécute ce processus explique pourquoi le tissu formé reste à l'état fibro-muqueux, pourquoi aussi, afin de hâter la croissance par un développement intersticiel, les cellules englobées dans le tissu muqueux continuent à se multiplier et à produire de la masse muqueuse.

Si nous comparons ce mode de consolidation des os à celui qui se rencontre chez *Lophius* ou *Trachypterus*, nous y voyons une différence capitale ; chez ces derniers Poissons, la consolidation de l'édifice, le remplissage des vides de la charpente, sont simplement dus à une modification du tissu médullaire. Chez les *Plectognathes* au contraire, la masse de résistance possède des connexions beaucoup plus immédiates avec le tissu osseux ; ses cellules génératrices sont

une adaptation secondaire des ostéoblastes. Chez les Balistidés, les Tétrodontidés, où ce processus n'est pas très actif, la constitution de cette couche l'identifie avec la substance ostéoïde, mais elle n'a pas parcouru les derniers stades de modifications chimiques qui aboutissent à la calcification de cette substance. *La formation de la matière hyaline représente la continuation de celle des travées elles-mêmes ; mais cette action n'aboutit pas à la formation d'os vrai. Elle correspond, s'il nous est permis d'employer cette expression, à de l'os non ossifié.*

Le processus s'arrête, chez les Tétrodontidés, à un stade parcouru rapidement par les travées en voie de croissance ; il prend un caractère différent dans les autres groupes, et aboutit à remplir les vides et à donner aux os une constitution beaucoup plus solide que s'ils restaient simplement trabéculaires, mais en les laissant, semble-t-il, dans un état d'infériorité vis-à-vis des pièces squelettiques où la formation trabéculaire atteint un degré moins élevé. Les Plectognathes sont ainsi amenés à avoir un squelette d'une consistance tout à fait analogue à celui des Poissons cartilagineux ; et il est curieux de voir, dans l'ossification endochondrale, le phénomène de remaniement arriver à remplacer une partie du cartilage par une substance qui n'en est pas bien différente au point de vue de ses propriétés physiques.

Dans les plaques masticatrices de *Chimera monstrosa* (fig. du texte 1, p. 314), contre chacune des deux surfaces, existent des formations particulières, arrondies, que HILGENDORF désigne sous la dénomination de « *Perlschnüre* » (Pl. II, fig. 7) ; plongées dans la substance osseuse, elles forment des lignes verticales parallèles entre elles : « Ce sont des corps nettement délimités, dans » lesquels s'arborescent des canalicules courant plus ou moins parallèlement à la périphérie du petit noyau, en s'enfonçant vers le » centre ». Vers le milieu, leurs extrémités convergent dans des lacunes. L'auteur allemand compare ces petits corps à des germes dentaires restés embryonnaires et emprisonnés dans l'os.

Nous ne nous prononcerons pas sur l'homologie de ces « *Perlschnüre* ». Mais, au point de vue histologique, nous ne pouvons pas confirmer entièrement les données de HILGENDORF, et nos divergences d'interprétation proviennent probablement de ce que cet

auteur n'a pas eu à sa disposition de préparations décalcifiées et convenablement colorées de cet organe.

La description de l'arrangement général de ces petits noyaux est parfaitement exacte. Mais, sur des pièces décalcifiées, on voit qu'ils sont constitués par une masse entièrement fibreuse. De grosses fibres partent de la périphérie (Pl. II, fig. 8), constituée par une lamelle osseuse analogue aux autres travées qui remplissent la plaque masticatrice. Ces fibres se continuent parfaitement avec celles de la substance osseuse ; elles sont souvent volumineuses à ce niveau et vont en s'amincissant vers le centre, mais non directement. Leur ensemble forme un feutrage. Du reste, ce petit corps n'est généralement pas calcifié ; les plus gros faisceaux fibreux le deviennent peu à peu à leur partie externe.

On n'observe pas de matière protoplasmique, à l'intérieur de ces masses ; ni cellules, ni prolongements cellulaires. Mais il y a toujours quelque partie où la masse fibreuse n'est pas entourée par la lamelle osseuse (Pl. II, fig. 7) ; là se trouve une assez grande quantité de cellules médullaires envoyant parfois dans le corps de la « *Pertschnüre* » quelques fibres protoplasmiques, mais que l'on ne peut pas homologuer à des fibres de dentine telles que les entend HILGENDORF dans sa description.

Il nous semble plus conforme à la réalité de considérer ces formations comme du même ordre que les masses de substance hyaline des Plectognathes : ce sont des masses conjonctives non ossifiées en continuité directe avec une alvéole osseuse dont elles comblent une grande partie de la cavité. L'épaisseur de la zone osseuse non encore calcifiée qui recouvre toutes les travées de cette plaque masticatrice montre une ressemblance avec l'état des *Tetrodon* ; la délicatesse de ces travées exige la présence de masses de renforcement, et les *Pertschnüre* constituent des sortes de coussinets au-dessous de la surface masticatrice.

Mais, nous le répétons, nous n'infirmos nullement par notre description l'interprétation morphologique de HILGENDORF.



DE LA CLASSIFICATION DES TISSUS SQUELETTIQUES

Certains des auteurs qui se sont occupés d'une façon un peu générale des tissus de substance dure se sont efforcés d'en établir une classification. Nous allons jeter un coup d'œil sur les différents groupements qui ont été proposés et nous nous efforcerons d'en déterminer la valeur.

L'exposé des différents faits que nous avons énumérés au cours de ce travail nous a permis de voir d'une façon évidente l'existence d'une foule d'intermédiaires entre les différentes constitutions que nous avons exposées. Aussi tous les auteurs que nous allons passer en revue s'accordent à reconnaître cette diversité et les gradations reliant les divers types qu'ils prennent comme termes de leurs classifications; pour tous, la dentine et l'os sont des tissus de la même famille, dont les variétés se rattachent les unes aux autres. Nous pourrions nous demander si les détails de structure, par lesquels ils caractérisent leurs groupes, sont de même ordre; s'ils représentent, par exemple, les divers stades parcourus par un tissu en voie d'évolution, ou s'ils sont marqués par les différenciations particulières d'un même élément.

OWEN, le premier, dans son *Odontography*, distingua trois variétés du seul tissu constant que l'on rencontre dans les dents, c'est-à-dire de la dentine. Il y a d'abord la « *dense or unvascular dentine* »; c'est la variété la plus élevée, la plus parfaite. Sa modification la plus simple est celle où la pulpe ne se calcifie pas entièrement et forme des canaux vasculaires dans le tissu; c'est la « *vaso-dentine* ». Les dents traversées ainsi par des canaux vasculaires peuvent avoir des significations différentes: il y a d'abord des plaques représentant une série de denticules fusionnés: *Pristis*, *Myliobatis*. Ces cavités pulpairees peuvent avoir des anastomoses, et l'on arrive à la structure des *Chimæridés*. Dans la deuxième modification, les canaux médullaires sont moins régulièrement équidistants et parallèles que dans la première, plus souvent anastomosés: *Cestracion*, *Ptychodus*, *Psammodus*. On arrive ainsi à la troisième variété, l'*Ostéodentine*: elle est traversée par un réseau de canaux médullaires, en continuité avec ceux de l'os basilaire: *Lemna*, *Dictyodus*, *Sphyræna*, *Anarrhicas*. La ressemblance de

l'ostéodentine avec l'os est très étroite. En ce qui concerne ce dernier, OWEN établit bien des différences entre les aspects que l'on trouve chez les différents Poissons, suivant la plus ou moins grande dilatation des « plasmatic canals », mais il ne va pas plus loin.

Ainsi, pour cet auteur, *dentine*, *vasodentine*, *ostéodentine* sont des termes de même valeur, l'os est une quatrième forme, plus différente, de tissu calcifié. Or la dentine et la vaso-dentine se distinguent l'une de l'autre en ce que cette dernière représente un plissement, une complication de la précédente acquise par le développement; mais l'une et l'autre sont caractérisées par des prolongements protoplasmiques des cellules formatrices. Dans l'ostéodentine la complication de la formation vasculaire est plus grande, mais tantôt il y a des prolongements protoplasmiques, tantôt ces derniers manquent; il n'y a donc pas d'unité au point de vue de la teneur en éléments vivants. Dans l'os, il n'y a d'unité ni dans l'ordonnance de la charpente calcifiée ni dans la nature des éléments qu'elle contient, il y a, entre les tissus osseux, plus de variétés qu'entre les tissus dentinaires, et cependant OWEN n'en fait qu'un seul groupe. Enfin il laisse dans l'oubli un grand nombre de types; sa classification ne satisfait donc pas aux conditions d'homogénéité que nous avons demandées.

QUECKETT [93] divise d'abord le squelette en deux grandes sections : l'*endosquelette* et l'*exosquelette*. Nous avons fait remarquer qu'à aucun point de vue, histologique ou histogénétique, une pareille distinction ne pouvait se justifier. Il établit ensuite un certain nombre de sections dans chacun de ces grands groupes.

1° ENDOSQUELETTE :

- a. Endosquelette composé de tissu fibreux et d'une substance hyaline ressemblant au cartilage (*Amphioxus*).
- b. Cartilage cellulaire et tissu fibreux (*Myxine*, *Petromyzon*).
- c. Cartilage et fibro-cartilage (*Chimæra*).
- d. Cartilage, fibro-cartilage et os (*Acipenser*, *Raja*, *Spinæ*).
- e. Cartilage recouvert entièrement ou en partie d'une croûte osseuse (*Torpedo*, beaucoup de Sélaciens).
- f. Tissu fibreux et une forme particulière de cartilage (*Vogmarus*).
- g. Tissu fibreux et os (*Lophius*, *Orthogoriscus*).
- h. Os.

2^o EXOSQUELETTE :

- a. Tissu fibreux sans écailles (*Cyclostomes*, *Chimæra*).
- b. Peau épaisse avec écailles circulaires isolées (*Blennius*, *Anguilla*).
- c. Écailles flexibles, molles (*Esox*, *Perca*).
- d. Écailles osseuses montrant des lacunes (*Thynnus*, *Ostracion*, *Ganoïdes*, *Callichthys*).
- e. Dents dermiques (Sélaciens).
- f. Epines allongées.
- g. Epines en rapport avec les nageoires.

L'énumération de ces types indique la confusion absolue qui existe entre tous leurs caractères ; les distinctions portent sur la présence ou l'absence de l'os, sa combinaison avec les différents autres tissus ; elles sont plutôt anatomiques qu'histologiques.

KÖLLIKER établit le premier les bases d'une importante distinction entre les formes du tissu osseux [74] ; cette distinction est fondée sur la présence ou l'absence de cellules ou de canalicules dentaires. Dans le « Handbuch der Gewebelehre » il établit cinq variétés :

1^o *Os vrai* ; Reptiles, Oiseaux, Amphibiens et certains Poissons.

Il y a dans cette forme des différences dans la nature des cellules qui peuvent être de simples aiguilles (*Thynnus*) ou richement branchues (Clupéidés).

2^o *Tissu osseux composé de dentine*, comme dans beaucoup d'aiguillons de nageoires.

3^o *Tissu osseux à cellules osseuses et canalicules dentaires : ostéodentine* (écailles des Ganoïdes) ;

4^o *Tissu osseux sans cellules osseuses ni canalicules dentaires : osteoid substanz* ;

5^o *Forme intermédiaire entre la substance ostéoïde et la dentine, c'est-à-dire une substance ostéoïde renfermant quelques canaux dentaires* (*Chaetodon*).

Si nous supprimons cette dernière division qui ne semble pas bien justifiée, si nous nous rappelons aussi que bien souvent l'os à soi-disant canicules dentaires est simplement de la substance ostéoïde, la classification adoptée par KÖLLIKER présente au moins l'avantage d'être homogène. C'est la nature des parties vivantes

enfermées dans la substance fondamentale qui sert de base à la formation des groupes. Toutes les variétés que nous sommes exposés à rencontrer sont admises. Mais les relations génétiques des différents tissus ne le préoccupent pas ; il ne s'occupe pas non plus des structures plus compliquées, telles que la vaso-dentine d'OWEN, telles que la présence ou l'absence de canaux médullaires. Il est donc incomplet au point de vue de la disposition de la charpente osseuse.

CH. TOMES [84], ne s'occupant que des tissus dentaires ne pouvait forcément pas être complet. L'os ne rentre pas dans sa classification. Mais il aurait pu y comprendre la *vitro-dentine*, qui occupe une place si importante chez les Poissons. Il ne parle pas non plus du tissu particulier des dents d'*Amia*, ce qui se comprend du reste à cause de la rareté de cette variété. Ayant découvert la structure spéciale des dents des *Gadidés*, il appliqua à ce tissu la dénomination de *vaso-dentine*, l'enlevant un peu à la légère aux tissus que OWEN avait groupés sous ce nom, et qu'il rattache les uns à l'ostéo-dentine et les autres à une nouvelle variété, la *plici-dentine* ; nous avons vu qu'il n'était pas très justifié de faire une distinction absolue entre les deux vaso-dentines, et qu'elles n'étaient, après tout, que des modes un peu différents de médullarisation. TOMES arrive ainsi à distinguer quatre sortes de dentine :

- 1^o Hard or unvascular dentine ;
- 2^o Plici-dentine ;
- 3^o Vaso-dentine ;
- 4^o Osteo-dentine.

On peut faire aussi à TOMES les mêmes objections qu'à OWEN : tandis que la dentine vraie et la plici-dentine ont les mêmes éléments protoplasmiques, l'ostéo-dentine peut présenter divers modes de constitution.

Nous rappelons que KLAATSCH [99], s'appuyant sur les travaux de GEGENBAUR et d'HERTWIG, s'efforça d'étudier les rapports qui relient les différents *tissus de substance dure* et d'en constituer une classification rationnelle. Si nous faisons abstraction de l'émail, qu'il fait aussi rentrer dans sa nomenclature et dont il constate les rapports étroits avec la dentine, il considère celle-ci comme le tissu dur primitif. Le tissu osseux ne se forme que plus tard ; il est d'abord simple, homogène, et se complique ensuite par l'adjonction de

cellules, faisceaux conjonctifs, vaisseaux. KLAATSCH arrive ainsi à distinguer neuf groupes de tissus squelettiques :

1° Tissu homogène renfermant des canalicules branchus : *dentine* (organes placoides des *Sélaciens*, dents de tous les Vertébrés) ;

2° Tissu osseux homogène, sans cellules (première substance osseuse des écailles placoides, à la partie supérieure de la plaque basale ; couche de ganoïne des écailles des *Ganoïdes* ; couche externe de l'écaille des *Téléostéens* ; première substance osseuse dans l'ontogenèse de ces poissons) ;

3° Tissu osseux homogène renfermant des cellules (squelette cutané de l'*Esturgeon*, couche externe de l'écaille de certains *Téléostéens*) ;

4° Tissu osseux homogène renfermant des canalicules dentaires qui rayonnent autour de canaux plus grands ; vaso-dentine de OWEN (racine des dents de *Requins fossiles*, dents de *Brochet*) ;

5° Tissu osseux homogène renfermant des cellules, des vaisseaux et des canalicules dentaires (écailles et os de la tête des *Ganoïdes* vivants et fossiles) ;

6° Tissu osseux en partie fibrillaire renfermant des cellules et des fibres de SHARPEY (os des *Physostomes*) ;

7° Tissu osseux à fibres de SHARPEY très abondantes, sans cellules (os des *Acanthoptérygiens* et plaque basale des *Sélaciens*) ;

8° Tissu osseux fibrillaire à disposition lamelleuse : tissu conjonctif modelé sclérosé avec des cellules ou isopédine (couche inférieure des écailles des *Dipnoïques*, écailles de nombreux *Ganoïdes* fossiles).

9° Tissu osseux fibrillaire à disposition lamelleuse : tissu conjonctif modelé sclérosé sans cellules (couche inférieure des écailles des *Téléostéens*).

Cette classification indique un effort sérieux pour tenir compte à la fois de l'élément protoplasmique propre au tissu et de la complication de celui-ci. Les trois premières divisions sont bien caractérisées et, à côté d'elles, aurait dû se ranger le tissu des dents d'*Amia*, si l'auteur l'avait connu. Le reste de la classification est plus confus

parce que KLAATSCH ne discerne pas les caractères qu'il invoque pour exprimer la complication. Pour les groupes 4 et 5, la vasodentine de OWEN et le tissu des écailles des Ganoides, c'est l'existence de canaux vasculaires qui représente le perfectionnement du tissu. Pour les autres divisions, au contraire, il ne fait plus attention au mode de vascularisation et fait au contraire grand cas de la structure fibrillaire. Nous avons vu, en faisant l'étude de la substance fondamentale que ce dernier caractère ne pouvait pas être invoqué pour établir des distinctions entre les tissus, il est trop subordonné à d'autres conditions, il y a trop de continuité entre les différents états fibreux pour s'appuyer sur eux dans une classification. Nous avons au contraire remarqué combien divers sont les aspects produits par les rapports du tissu avec la moelle vasculaire.

Pour RÖSE [95], la véritable caractéristique de la dentine est d'être déposée contre la paroi interne d'une gaine épithéliale et de se développer, à partir de cette surface, d'une façon unilatérale, vers le milieu de la cavité pulpaire. Il sépare nettement des véritables tissus de substance dure les tissus fibreux et cartilagineux calcifiés ; l'ensemble de nos études ne nous permet pas d'établir cette distinction qui ne repose que sur une différence de calcification. Il établit cinq groupes de « Hartsubstanzgeweben » :

I. *Echtes Zahnbein* = Dentin ou Orthodentin : Tissu dur à surface lisse qui, à partir de la paroi interne d'une gaine épithéliale, se développe d'une façon unilatérale vers le milieu de la cavité pulpaire ;

a. *Wahrenzahnbein* = normales Dentin : renferme des canalicules dentaires qui contiennent des prolongements protoplasmiques des odontoblastes ;

b. *Einschlussfreies Zahnbein* = Vitrodentin : Ne renferme pas d'inclusions protoplasmiques ;

c. *Gefässzahnbein* = Vasodentin : Renferme des capillaires sanguins.

II. *Balkenzahnbein* = Trabeculodentin : Tissu dur qui se développe sans contribution de la gaine épithéliale sous forme de travées isolées, libres, dans le tissu conjonctif de la jeune pulpe ou

dans son voisinage immédiat, et qui s'accroît de tous les côtés. Le tissu renferme de nombreux canalicules dentaires courts, occupés par des prolongements protoplasmiques de cellules.

III. *Einschlussfreies Hartgewebe* = osteoïdes Gewebe : Tissu dur s'accroissant de tous les côtés, ne contenant pas d'inclusions protoplasmiques ; il remplace soit le véritable tissu osseux, soit la dentine trabéculaire. Dans ce dernier cas on pourrait l'appeler *Vitrotrabeculardentin*.

IV. *Knochen* = os : Tissu dur s'accroissant de tous les côtés, sous forme de travées isolées, dans le tissu conjonctif du corps, et qui transforme ses cellules formatrices ou ostéoblastes en organes de nutrition pour le tissu adulte.

V. *Knochenzahnbein* = Osteodentin : Tissu intermédiaire à l'os, la dentine et la dentine trabéculaire ; il renferme à la fois des cellules osseuses et des canalicules dentaires à prolongements protoplasmiques.

Il semble que la considération sur laquelle s'appuie RÖSE, pour caractériser la dentine, est plutôt d'ordre anatomique qu'histologique. Donner comme dentine uniquement un tissu qui s'appuie contre une membrane épithéliale, c'est s'attacher aux particularités qui font qu'un organe est une dent plutôt qu'à sa constitution histologique. Celle-ci semble n'avoir pour RÖSE qu'une importance secondaire. Les quatre dernières variétés correspondent aux divisions de KÖLLIKER ; l'auteur s'appuie sur la nature des éléments vivants, sans s'inquiéter de leur mode de vascularisation.

En somme, aucun des groupements proposés par les divers auteurs ne nous satisfait entièrement ; ce qui manque surtout à ces classifications c'est une base raisonnée, une considération de la valeur des caractères invoqués. Voyons si nous pouvons à notre tour, profitant des critiques que nous avons adressées à nos prédécesseurs, réunir en un tout les notions que nous avons acquises sur les tissus calcifiés, et donner à ces notions une forme concrète en dressant aussi une classification.

Une première condition à laquelle doit satisfaire notre tentative,

c'est de pouvoir embrasser tous les tissus squelettiques. Pour cela, à propos de chaque facteur que nous voudrions considérer, il faut tenir compte de ses diverses modalités. Ainsi, au point de vue des éléments cellulaires, nous avons appris que des cellules peuvent être enfermées dans la substance fondamentale; il peut y avoir seulement des prolongements protoplasmiques de certaines cellules; enfin fibres et cellules peuvent coexister ou bien être complètement absentes. Nous avons là quatre groupes bien établis; si nous invoquons le seul caractère des rapports des cellules avec la substance fondamentale, chacune de ces alternatives peut se présenter et il ne peut s'en présenter aucune autre.

La disposition du tissu par rapport aux organes de nutrition offre une grande variété et des passages entre les différentes formes; pourtant on peut considérer un certain nombre de types assez bien caractérisés. Ainsi la substance dure peut ne pas se mélanger du tout de tissu nourricier, formant des lames pleines, à la façon d'écailles, de dents, de nombreuses côtes. Elle peut au contraire se plisser de façon à donner naissance à des canaux médullaires, comme dans la vaso-dentine de OWEN. Il y a toutes sortes de gradations entre ce tissu à trajets vasculaires étroits et celui qui présente de vastes cavités médullaires avec de minces travées calcifiées; mais il ne nous semble pas que l'on ne puisse faire aucune distinction entre l'os presque compacte de l'aiguillon d'un *Esturgeon* et l'os si finement trabéculaire d'un *Trachypterus* ou d'un *Lophius*. Enfin nous devons établir une nouvelle variété pour le cas où l'os a subi des remaniements intersticiels qui ont amené la formation de systèmes de Havers. Evidemment ces différents groupes passent de uns aux autres; mais il est nécessaire d'invoquer ce caractère pour amener un peu d'ordre dans la longue liste des tissus de substance dure et nous y trouvons un élément de distinction plus favorable que dans la structure de la substance fondamentale, par exemple. Dans celle-ci, les transitions sont encore plus insensibles entre le tissu le plus homogène et le tissu le plus grossier et il y a beaucoup moins de régularité et de fixité dans la distribution de cette texture. C'est un caractère accessible à des influences trop multiples pour que nous puissions nous adresser à lui.

Chacun des quatre groupes établis d'après la nature de ses rapports avec les cellules peut se disposer suivant un des modes que nous avons énumérés. Dès lors, nous pouvons dresser un tableau

dans lequel trouveront place tous les tissus calcifiés et où chacun sera caractérisé de deux manières ; d'autre part presque toutes les cases du tableau se trouvent remplies.

FORMATION	CELLULES	FIBRES PROTOPLASMIQUES	FIBRES ET CELLULES	NI FIBRES NI CELLULES
Massive.	Plaques dermiques des jeunes <i>Esturgeons</i> .	Écailles placôides, nombreuses dents.	Dents d' <i>Amia</i> .	Vitro-dentine, ganoïne, écailles, etc.
Vascularisée par plissement.	Os de <i>Protopterus</i> d' <i>Esturgeon</i> .	Dents de <i>Lepidosteus</i> , <i>Labyrinthodontes</i> .	Beaucoup d'os d' <i>Amia</i> et <i>Lepidosteus</i> .	Os de beaucoup de <i>Téléostéens</i> .
Trabéculaire.	Certains os de <i>Phylostomes</i> , <i>Polyp-tère</i> .	Dents de <i>Lamna Chimera</i> .	Id., certains os de <i>Tetrodon</i> .	Id.
Remaniée.	Id.	?	Beaucoup d'os d' <i>Amia</i> et <i>Lepidosteus</i> .	Id.

Ainsi que nous l'avons dit, pour chacune de ces divisions on pourrait établir un nombre infini de variétés si l'on considérait le degré de l'état fibreux. C'est ainsi que, pour les seules lamelles osseuses sans fibres protoplasmiques ni cellules, on a des formes homogènes comme la ganoïne, la vitrodentine ; des parties à constitution aponévrotique, comme la région inférieure des écailles des *Téléostéens*, etc. Cela nous montre le nombre infini des modalités que peuvent revêtir les tissus squelettiques et la difficulté que l'on éprouve à les séparer en catégories bien déterminées.

Nous n'avons dressé ce tableau que comme un moyen facile d'énumérer toutes les substances dures, de les comparer d'après des caractères de même nature ; mais ce n'est là qu'une classification empirique, uniquement basée sur la considération de l'aspect actuel du tissu et non sur sa signification. Il est facile de voir les inconvénients de ce système : nous plaçons côte à côte la ganoïne, les différentes variétés de vitrodentine, la couche superficielle des écailles de *Téléostéens*, les premiers dépôts osseux de ces Poissons. Nous avons vu que la valeur de ces différents tissus n'est pas la même. L'os trabéculaire des mâchoires de *Protopterus*, celui des

boucles de *Raja clavata*, les os de nombreux *Téléostéens* sont des formations bien distinctes, et rentreraient pourtant dans une même catégorie.

Il est inutile de multiplier les exemples. Nous voyons qu'une tentative de groupement des tissus basée uniquement sur la structure peut nous rendre des services, nous aider à cataloguer les différentes variétés, mais ne répond pas aux exigences d'une bonne classification. Une classification doit chercher à se faire l'interprète de l'évolution suivie par le groupe que l'on considère, ou au moins à établir une sériation entre les types, suivant leur degré de complication les uns par rapport aux autres. Essayons, en nous appuyant sur les relations génétiques que nous avons établies entre ces tissus, d'en déduire quelques idées générales sur leur évolution.

Nous avons démontré que les tissus cartilagineux, fibro-cartilagineux et fibreux ossifiés, représentent un état simple, irréductible. La dentine primitive des écailles placoides se montre également comme une formation tout à fait primitive, que nous ne pouvons pas ramener à un degré inférieur. Nous sommes ainsi amenés à considérer une base complexe à l'ensemble des tissus squelettiques, base constituée par les tissus conjonctifs ossifiés de toutes catégories, en y joignant cette forme spéciale de la dentine primitive.

La dentine vraie, telle qu'on la trouve chez un certain nombre de Poissons et chez les Vertébrés supérieurs, est un perfectionnement de la dentine primitive, dû à ce que toutes les cellules génératrices envoient dans la substance fondamentale des prolongements de forme et de disposition régulière. Les corpuscules osseux des dents d'*Amia*, les fibres protoplasmiques des os des Ganoïdes semblent être des acquisitions secondaires, complémentaires l'une de l'autre. La présence des corpuscules osseux dans les os d'un certain nombre d'*Acanthoptérygiens*, celle de canalicules dentaires dans les os des Tétrodonitidés paraissent être également des formations secondaires dans des os formés déjà de substance ostéoïde.

Cette dernière, nous l'avons nettement montré est une modification du tissu osseux vrai, modification due à la perte des cellules; la vitro-dentine, la ganoïne sont le résultat d'une évolution du même genre; sans pouvoir l'affirmer, nous pensons que l'absence de cellules dans la plaque basale des Sélaciens est peut-être due à un phénomène de même nature.

Si nous envisageons l'ensemble de ces faits, nous voyons que nous avons considéré un certain nombre de tissus comme *primitifs, irréductibles*; d'autres sont une *complication* des premiers due à la régularisation, à la multiplication de leurs éléments et à l'acquisition d'éléments nouveaux. Enfin une troisième catégorie doit sa caractéristique à une *disparition* des parties vivantes du tissu.

Si nous portons maintenant notre attention sur le mode d'édification des pièces osseuses, nous pourrions assister à une évolution d'un ordre analogue. Aussi bien en ce qui concerne les dents et les écailles que pour les parties les plus profondes du squelette, la formation la plus primitive est pleine, massive, ou se vascularise simplement par un plissement plus ou moins profond des parois; ce dernier aspect est du reste un commencement de complication du premier. Pour avoir des organes plus parfaits, il se fait une néoformation qui donne naissance à des systèmes de HAVERS. Mais, chez un certain nombre de poissons, il se fait une simplification, l'os se développe d'emblée sous forme de vastes cavités médullaires; la vascularisation est donc, dès le début, très parfaite, il n'y a pas besoin de remaniements d'autre sorte. Dans les boucles de *Raja clavata*, nous avons assisté à la production d'une structure trabéculaire, par réduction de la calcification de l'os formé d'abord.

Dans la substance fondamentale, nous rencontrons encore les mêmes phénomènes de simplification: au tissu formé par l'ossification d'une masse fibreuse bien développée, à faisceaux bien caractérisés, nous voyons se substituer un tissu finement fibrillaire ou homogène.

En présence de ces résultats, en présence des différences de significations qui existent entre des tissus anatomiquement semblables, nous pensons qu'il nous est difficile d'établir, par quelques divisions, un certain nombre de groupes ayant la même valeur, même en spécifiant qu'ils présentent de nombreuses transitions les uns vers les autres. Nous ne pouvons pas établir non plus un arbre généalogique par lequel nous exprimerions les stades de la dérivation mutuelle de ces différents tissus. Nous nous heurterions à un certain nombre de difficultés: d'abord, pour quelques tissus primitifs il nous serait difficile de nous prononcer sur leurs relations véritables, nous ne pouvons savoir si ce sont *des états simples* ou *simplifiés*; d'autre part, autant que nous en pouvons juger, le point de départ de ces tissus est multiple. Ils représentent un mode particulier

d'évolution d'un vaste groupe, celui des tissus conjonctifs, et les différentes espèces de ce groupe peuvent présenter cette adaptation. *Il faudrait sortir de notre groupe pour faire converger les différentes branches vers un tronc unique.*

Mais nous pouvons distinguer, d'après les données de nos études, un certain nombre de principes auxquels s'est conformée l'évolution de ces tissus. Il y a d'abord *une loi de complication, de perfectionnement*: elle se traduit par l'adjonction de cellules, de fibres protoplasmiques, de cavités vasculaires, par des formations secondaires. Ensuite, il y a *une loi de réduction* qui supprimera les cellules, leurs prolongements, qui rendra inutile les remaniements ultérieurs par édification d'un os trabéculaire.

Ces lois peuvent, à un moment donné, agir sur un tissu donné, même si celui-ci leur a déjà obéi dans d'autres conditions. Ainsi, la structure simplifiée obtenue par transformation de l'os en substance ostéoïde se complique, chez quelques *Téléostéens*, par la réapparition de cellules ou de fibres protoplasmiques; la disposition trabéculaire poussée à l'extrême ne peut plus satisfaire au rôle de soutien et le développement de la substance hyaline des *Plectognathes* devient nécessaire.

Enfin, dans une même pièce, le processus suivi par l'un des éléments constituant n'est pas le même pour les autres. Ainsi dans les dents des *Gadidés*, à côté de la réduction des canalicules de dentine, il y a la complication par vascularisation. Chez *Amia*, avec la transformation de la périphérie de la dent en vitrodentine il y a l'acquisition de corpuscules osseux; la formation de substance fondamentale plus finement fibreuse est corrélative de la formation de canaux de HAVERS.

Si nous ne pouvons donc pas établir une véritable classification des tissus de substance dure, si nous ne pouvons même pas faire rentrer ces tissus dans ces catégories déterminées, *nous pouvons, pour chaque particularité de l'un d'eux, essayer d'indiquer à quel degré de développement elle se rapporte, quel est le principe qui a présidé à son apparition.*

I. ETAT PRIMITIF:

Dentine primitive des *Sélaciens*.

Tissus fibreux, cartilagineux et fibro-cartilagineux ossifiés.

Organes osseux massifs et pleins.

II. RÉGULARISATION ET COMPLICATION.

La dentine vraie provient de la dentine primitive par adaptation de tous les odontoblastes au même rôle.

L'os des Vertébrés supérieurs se caractérise par la régularisation de ses prolongements cellulaires.

L'ostéodentine des dents d'*Amia* provient de la dentine vraie par acquisition de corpuscules osseux.

Le tissu osseux à fibres protoplasmiques des *Ganoïdes* provient du tissu osseux ordinaire par acquisition de prolongements cellulaires.

Les cellules et fibres protoplasmiques des *Tetrodontes* et certains *Acanthoptérygiens* sont une acquisition de la substance ostéoïde.

La vasodentine de *Lepidosteus*, la vasodentine ou l'ostéodentine de certains Sélaciens sont des complications, par développement irrégulier, des parois dentaires.

La vasodentine des *Gadidés* est due à la vascularisation de vitrodentine.

Les os de *Protopterus*, *Acipenser*, etc., sont vascularisés par plissement.

Le tissu osseux à systèmes de Havers provient d'un remaniement d'un tissu primitif.

Le tissu osseux des *Plectognathes* provient de substance ostéoïde à laquelle s'ajoute une formation ostéoblastique non calcifiée.

III. SIMPLIFICATION ET RÉDUCTION.

Certaines vitrodentines, la ganoïne proviennent de la régression de la dentine ordinaire.

Le tissu ostéoïde provient par disparition des cellules du tissu osseux ordinaire.

Le tissu osseux de la plaque basale des Sélaciens a peut-être suivi la même marche, quoique ce ne soit pas une évolution comexe.

Les os des *Téléostéens* prennent la structure trabéculaire en perdant la propriété de se remanier.

Les boucles de *Raja clavata* perdent une partie de leur substance calcifiée pour se transformer en organes trabéculaires.

La substance fondamentale formée secondairement reste finement fibrillaire.

RÉSUMÉ.

Si nous condensons en quelques lignes les résultats de ce travail, nous pourrions rappeler que nous avons établi les faits suivants :

1^o Confirmant pour les Poissons ce que l'on admet en général pour les Vertébrés supérieurs, que le tissu osseux est seulement une *adaptation spéciale du tissu conjonctif*, nous avons montré qu'il n'y a pas de différence essentielle entre celui des Poissons et celui des Vertébrés plus élevés en organisation. Le tissu osseux de ces derniers ne représentant pas un état extrêmement différencié, celui des Poissons *ne peut pas être considéré comme d'une structure plus primitive*. Mais par la situation du groupe auquel il appartient, *il peut présenter avec le tissu fibreux des relations plus variées* : la substance fondamentale montre une plus grande diversité des dispositions. Les cellules, ressemblant davantage à celles du tissu conjonctif ne présentent pas l'adaptation secondaire des cellules des canaux de HAVERS d'un Mammifère. Il y a aussi quelques formes plus simples, telles que la dentine primitive des écailles placôides.

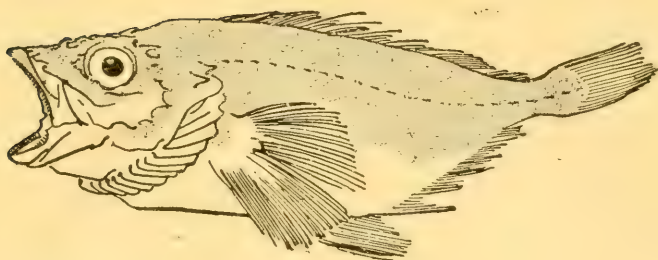
2^o *Les tissus fibreux, fibro-cartilagineux et cartilagineux ossifiés sont absolument équivalents* et se succèdent avec la même signification au cours de l'évolution d'un même organe aussi bien dans son développement ontogénétique que phylogénétique.

3^o Au cours de l'édification d'organes, on voit *les phénomènes de développement s'arrêter à différents états parcourus dans l'édification des os des Mammifères*. C'est ainsi que de nombreuses formations restent pleines, non vascularisées. Certains os sont constitués pendant toute la vie par une pièce cartilagineuse centrale revêtue d'une couche osseuse. Dans l'ossification endochondrale, des systèmes intermédiaires cartilagineux peuvent persister toute la vie. Les remaniements des os fibreux sont aussi moins complets, et les systèmes de HAVERS n'occupent souvent qu'une place réduite.

4^o Chez les Poissons les tissus de substance dure peuvent présenter *un certain nombre de particularités ou de modes spéciaux d'évolution* qui apparaissent dans cette classe et y restent limités. La présence de fibres protoplasmiques dans des os et même dans les parties trabéculaires des dents est une de ces particularités. On peut rencontrer dans tout le groupe une tendance des éléments

cellulaires à disparaître de la substance fondamentale : ainsi se forment la substance ostéoïde, la vitrodentine. Un caractère encore plus important est la réduction des phénomènes de remaniements et la substitution à ces processus d'une édification osseuse trabéculaire. Cette disposition trabéculaire se rencontre avec une signification encore plus spéciale dans les boucles de Raie. Enfin la formation osseuse des Plectognathes est aussi une adaptation très particulière.

Marseille, 15 décembre 1899.



INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

58. AEBY. — Ueber die Symphysis ossium pubis des Menschen.... *Archiv. für ration. Medicin* 1858.
82. BALFOUR AND PARKER. — The structure and development of Lepidosteus. *Philosophical Transactions* 1882.
73. BAUDELLOT. — Recherches sur la structure et le développement des écailles des Poissons osseux. *Arch. de zoologie expérimentale et générale*, T. II, 1873.
79. BAUMULLER. — *Zeitschr. für wiss. Zool.* Bd. XXXII.
93. BRACHET. — Étude sur la résorption du cartilage et le développement des os longs chez les Oiseaux. *Internationale Monatschrift für Anat. und Physiol.* Bd. X. 1893.
82. BRÖSIKE. — Ueber die feinere Struktur des normalen Knochengewebe. *Arch. für mikr. Anat.* Bd. XXI. 1882.
43. BRUCH. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Knochensystems. *Denkschr. der schweizer natur. Gesellsch.*
79. BUSCH. — Die Begründung der Osteoblastentheorie. *Du Bois-Reymond's. Arch.* 1879.
81. — Die Osteoblastentheorie und die Entwicklung des Knochengewebes in der Thierreihe. *Kosmos Bd. P.* 1881-82.
75. CARTIER. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Wirbelsäule. *Zeitsch für wiss. Zool.* Bd. XXV.
81. CHEVASSU. — Note sur les prolongements protoplasmiques des corpuscules étoilés des os. *Archives de Physiologie* 1881.
88. CZERMACK. — Vergleichende Studien über die Entwicklung. des Knochen- und Knorpelgewebes. *Anatomischer Anzeiger*, 1888.
35. DUGES. — Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens à leurs différents âges.
56. DUMÉRIL. — Ichthyologie analytique, 1856.
75. VON EBNER. — Ueber den feineren Bau der Knochensubstanz. *Wiener Sitzungsberichte III Abth.*, 1875.
87. — Sind die Fibrillen der Knochen verkalkt oder nicht. *Arch. für mikr. Anat.* Bd. XXII, 1887.
62. GEGENBAUR. — Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule bei Amphibien und Reptilien.
72. — Das Kopfskelet der Selachier als Grundlage zur Beurtheilung der Genese des Kopfskelets der Wirbelthiere.
67. — Ueber primäre und secundäre Knochenbildung, mit besonderer Beziehung auf die Lehre von primordial Cranium. *Jenaische Zeitschr.* Bd. III, 1867.
- 67^{bis}. — Ueber die Bildung des Knochengewebes, *ibid.*
- 67^{ter}. — Ueber die Entwicklung des Wirbelsäule des *Lepidosteus*, *ibid.*
81. GOETTE. — Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelets Systems der Wirbelthiere. *Arch. für mikr. Anat.* Bd. XVI.

84. GOELDI. — Kopfskelet und Schultergürtel von *Loricaria cataphracta*, *Balistes capriscus*, und *Acipenser ruthenus*. *Jenaisch. Zeitsch. Bd. XVI. 1884.*
95. GOEPPERT. — Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen. *Morphol. Jahrb. Bd. XXIII, 1895.*
81. GRASSI. — Beiträge zur näheren Kenntniss der Entwicklung der Wirbelsäule der Teleostier. *Morph. Jahrb. Bd. VIII, 1881.*
82. — Lo sviluppo della colonna vertebrale nei Pesci Teleostei. *Atti della R. Accademia dei Lincei, 1882-83.*
71. GUNTHER. — Description of *Ceratodus*, *Phil. Transact. of the R. Society vol. 161, 1871.*
73. — Report on the deep sea fishes collected by Challenger during the years 1873-76, vol. XXII.
80. — An introduction to the study of fishes. London, 1880.
75. HAAB. — *Untersuch. aus dem pathol. Institut zu Zurich. II. III.*
95. HARRISSON. — Ectodermal or mesodermal origin of the bones of Teleosts. *Anat. Anzeiger, 1895.*
68. HARTING. — Notices zoologiques, anatomiques et histologiques sur l'*Orthogoriscus ozodura*. *Verhandl. des Köninklijke Akad. von Wittenenschappen, Amsterdam, 1868.*
82. HASSE. — Das natürliche System der Elasmobranchier, Jena, 1882.
74. O. HERTWIG. — Ueber Bau und Entwicklung der Placöidschuppen und der Zähne der Selachier. *Jenaische Zeitsch. Bd. VIII, 1874.*
75. — Ueber das Zahnsystem der Amphibien und seine Bedeutung für die Genese des Skelets des Mundhöhle. *Arch. für mikr. Anat. Bd. XI.*
79. — Ueber das Hautskelet der Fische. II Abtheilung. *Morphol. Jahrb., Bd. V, 1879.*
82. — Ueber das Hautskelet der Fische. III Abtheilung. *Ibid., Bd. VIII, 1882.*
41. HENLE. — Allgemeine Anatomie. Leipzig, 1841.
86. HILGENDORF. — Über Schließen zusammengesetzter Fischzähne. *Sitzungsbericht der Gesellschaft naturforsch. Freunde, 1886.*
75. HUXLEY. — Elements d'anatomie comparée.
44. JACOBSON. — *Arch. für Anat. und Physiol., 1844.*
80. JULIN. — Recherches sur l'ossification du maxillaire inférieur chez le foetus des *Balenoptera rostrata*. *Arch. de Biologie, t. I.*
81. KASSOWITZ. — Die normale Ossification. Wien, 1881.
81. KASTCHENKO. — Ueber die Genese und Architectur der Batrachierknochen. *Arch. für mik. Anat. Bd. XIX, 1881.*
95. KEIBEL. — *Verhandl. der Anat. Gesellschaft, 1895.*
90. KLAATSCH. — Zur Morphologie der Fischrippen und zur Geschichte der Hartschubstanzgewebe. *Morph. Jahrb. Bd. XVI, 1890.*
93. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule, *ibid. Bd. XX, 1893.*
94. — Ueber die Herkunft der Skleroblasten, *ibid., Bd. XXI.*
94. — Zur Kenntniss der Betheiligung des Ektoderms am Aufbau innerer Skeletbildungen. *Verhand. der Anat. Gesellschaft, 1894.*
95. — Ueber die Bedeutung der Hautsinnesorgan für die Aushaltung der Skleroblasten aus dem Ektoderme, *ibid., 1895.*

74. KLEBS. — Beobachtungen und Versuche über Cretinismus. *Arch. für experimentale Pathol. Bd. II, 1874.*
49. KOELLIKER. — Allgemeine Betrachtungen über die Entstehung des knöchernen Schädels bei Wirbelthieren. *Zootom. Anstalt zur Würzburg, 1849.*
- 49bis. — Die Verknöcherung bei Rachitis. *Mittheil. der naturforsch. Gesellschaft zu Zurich, 1849.*
58. — Ueber die verschiedenen Typen in der mikroskopischen Struktur des Skelets der Knochenfische. *Sitz. der physikalisch. medicinischen Gesellschaft in Würzburg.*
- 58bis. — Das Knochen des Orthogoriscus. *Ibid.*
59. — On different types in the microscopical Structure of the Skeleton of osseous fishes. *Proceedings of the royal Society, 1859.*
84. — Handbuch der Gewebelehre. 1884.
84. — Der feinere Bau des Knochengewebes. *Zeitsch. für wiss. Zool., 1884.*
82. KOESTLER. — Ueber Knochenverdickungen am Skelet von Knochenfischen. *Zeitsch. für wiss. Zool. t. XXXVII.*
80. LA VALETTE ST-GEORGES. — Ueber den Bau des Fettlossen. *Arch. für mikroskop. Anat. Bd. XVII.*
65. LANDOIS. — Ueber die Ossification der Geweihe. *Medicinisches Centralblatt, 1865.*
- 65bis. — Ueber die Ossificationsprocess. *Ibid.*
- 65ter. — Ueber die Ossification der Sehnen. *Ibid.*
77. LEBOUCCQ. — Etudes sur l'ossification. *Bulletin de l'Académie royale des sciences de Belgique, t. XLIV.*
88. LESER. — Ueber histologische Vorgänge an der Ossificationsgrenze mit besonderer Berücksichtigung des Verhaltens der Knorpelzellen. *Arch. für mikr. Anat. 32, Bd. 1888.*
61. LESSING. — *Arch. für ration. Medecin. Bd. XII.*
51. LEYDIG. — Zur Anatomie und Histologie der *Chimaera monstrosa*. *Müllers Arch., 1851.*
52. — Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Rochen und Haieen. *Leipsig, 1852.*
53. — Histologische Untersuchungen über *Polypterus bichir*. *Zeitsch. für wiss. Zoologie, 1853.*
66. — Histologie comparée. Traduction française.
62. LIEBERKUHN. — Ueber die Ossifikation des hyalines Knorpels. *Du Bois Reymond's Arch., 1862.*
63. — Beiträge zur Lehre von der Ossifikation. *Ibid., 1863.*
63. — Ueber die Wachsthum der Stirnzapfen der Geweihe. *Ibid., 1863.*
64. — Ueber Knochenwachsthum. *Ibid., 1864.*
64. LOTZ. — Ueber den Bau der Schwanzwirbelsäule der Salmoniden. *Zeitsch. für wiss. Zool. Bd. XIX, 1864.*
55. MAIER. — Das Wachsthum der Knochen. *Freiburg, 1855.*
78. MASQUELIN. — Recherches sur le développement du maxillaire inférieur de l'homme. *Bulletin de l'Acad. R. des sciences de Belgique, t. XLV, 1878.*
95. MATCHINSKY. — Studien über die Struktur des Knochengewebes. *Arch. für mikr. Anat. Bd. 46, 1895.*

90. F. MAZZA. — Sullo 'regeneratione' della pinna caudale in alcuni pesci Atti della societa ligustica di scienze naturali, t. 1890.
54. METTENHEIMER. — Anatomisch.-histologische Untersuchungen über den *Tetragonurus Cuvieri*. *Abhandl. der Senkenb. Gesellsch.*, I.
49. MEYER. — Das Knorpel und seine Verknöcherung. *Muller's Arch.*, 1849.
34. J. MULLER. — Vergleichende Anatomie der Myxinoïden, 1834-45.
38. — *Abhandlungen der Berliner Akademie*, 1838.
58. H. MULLER. — Ueber die Entwicklung der Knochensubstanz, nebst Bemerkungen über den Bau der rachitischen Knochen. *Zeitsch. für wiss. Zool. Bd. IX*, 1858.
63. AUG. MULLER. — Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule. *Arch. für Anat. und Physiol.*, 1863.
88. NICKERSON. — The development of the scales of *Lepidosteus*. *Bull. of the Museum of compar. anat. of Harvard College*, vol. XXV.
63. NEUMAN. — Zur Kenntniss des normalen Zahngewebes.
63. OLLIER. — De la moelle des os et de son rôle dans l'ossification normale et pathologique. *Journal de Physiologie*, 1863.
67. — *Traité expérimental et clinique de la régénération des os*. Paris, 1867.
40. OWEN. — Odontography, 1840-45.
66. — *Comparative Anatomy and Physiology of Vertebrates*. London, 1866.
94. PATTEN. — On structure resembling dermal bones in *Limulus*. *Anat. Anzeiger*, 1894.
95. PETRAROJA. — Sulla struttura del tessuto osseo. *Atti della R. Acad. dei Lincei*, Anno 292.
64. POUCHET. — Précis d'histologie humaine. Paris, 1864.
75. — Développement du squelette des Poissons osseux. *Journal de l'Anatomie et de la Physiologie*, vol. XI et XIV, 1875-1878.
55. QUECKETT. — Catalogue of the histological series of the R. College of surgeons of England, vol. II.
94. RABL. — Ueber die Herkunft des Skelets. *Verhandl. der Anat. Gesellschaft*, 1894.
73. RANVIER. — C. R. de l'Acad. des Sc., 10 novembre 1873.
89. — *Traité technique d'histologie*. Paris, 1889.
75. RENAUT. — Note sur le tissu élastique des os. *Archives de Physiologie*, 1875.
93. — *Traité d'histologie pratique*.
98. RETTERER. — Note sur l'ossification. *C. R. de la Société de Biologie*, 1898.
64. ROBIN. — Sur les conditions de l'ostéogénèse avec ou sans cartilage préexistant. *Journal de l'Anat. et de la Physiol.*, 1864.
95. ROESE. — *Verhandl. der Anat. Gesellschaft*, 1895.
97. — Ueber die Verschiedenen Abänderungen der Hartgewebe bei niederen Wierbelthieren. *Anat. Anzeiger*, 1897.
56. ROUGET. — Développement et structure du système osseux. Paris, 1856.
83. SAGEMEHL. — Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Fische. I. Das Cranium von *Amia calva*. *Morph. Jahrb. Bd. IX*, 1883.
88. SCHAFFER. — Die Verknöcherung des Unterkiefers und die Metaplasiefrage. *Arch. für. mikr. Anat. Bd. 32*, 1888.

89. — Ueber den feineren Bau fossiler Knochen. *Sitzb der K. Akad der Wissensch. in Wien*, 1889.
93. — Die Methodik der histologischen Untersuchung des Knochengewebes. *Zeitsch. für wiss. Mikr. Bd. X*, 1893.
92. SCHMIDT. — Untersuchungen zur Kenntniss des Wirbelbaus von *Amia calva*. *Zeitsch. für wiss. Zool. Bd. 54*, 1892.
83. SCHMIDT-MONNARD. — Die Histogenese des Knochens der Teleostier. *Zeitsch. für wiss. Zool. Bd. 39*, 1883.
93. SCHEELE. — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Teleostier wirbelsäule. *Morph. Jahrb. Bd. XX*, 1893.
76. SCHONEY. — Ueber die Ossifikationsprocess bei Vögeln. *Arch. für mikr. Anat. Bd. XII*, 1876.
39. SCHWANN. — Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmungen in die Struktur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen, Berlin 1839.
67. SHARPEY. — *Quains Anatomy*. Bd. I, 1867.
71. SIRENA. — Ueber Bau und Entwicklung der Zähne bei den Amphibien und Reptilien. *Verhandl. der Phys. Medic. Gesell. in Würzburg*, 1871.
98. STEPHAN. — Recherches histologiques sur la structure des corps vertébraux des poissons Téléostéens. *Archives d'Anat. micr.*, 1898.
75. STEUDENER. — Beiträge zur Lehre der Knochenentwicklung und der Knochenwachsthum. Halle, 1875.
72. STIEDA. — Die Bildung des Knochengewebes. Leipzig, 1872.
76. — Einige Bemerkungen über die Bildung des Knochengewebes. *Arch. für mikr. Anat. Bd. XII*, 1876.
73. STRELZOFF. — Ueber die Histogenese der Knochen. *Untersuch. aus dem path. Inst. zu Zurich*, 1873.
76. — Ungleichmässige Wachsthumalsformbildendes Princip der Knochen. *Arch. für Mikr. Anat. Bd. XII*, 1876.
89. VAN DER STRICHT. — Recherches sur la structure de la substance fondamentale du tissu osseux. *Archives de Biologie*, 1889.
90. — Recherches sur le cartilage articulaire des Oiseaux. *Ibid.*, 1890.
53. J. TOMES. — On the presence of soft fibrils in Dentine. *Philos. Transact.*, 1853.
53. J. TOMES AND DE MORGAN. — Observations on the structure and development of bone. *Philos. Transact.*, 1853.
74. CH. S. TOMES. — The implantation of Teeth. *Proc. of the odont. Society*, 1874-76.
78. — On the structure and development of vascular dentine. *Philosoph. Transact.*, 1878.
98. — A manual of dental anatomy. fifth edition 1898.
84. TROIS. — Ricerche sulla struttura della *Ranziana truncata*. *Atti del Istituto veneto dei scienze, lettere ed arti*, 1884.
52. VIRCHOW. — Die normale Knochenwachsthum und die rachitische Störung derselben. *Arch. für path. Anat. Bd. V*, 1852.
65. WALDEYER. — Ueber den Ossifikationsprocess. *Arch. für mikr. Anat. I, Bd. 1865*.
65. — Ueber die Entwicklung der Zähne. *Zeitsch. für ration. Medecin*, 1865.

82. WALTHER. — Die Entwicklung der Deckknochen am Kopfskelet des Hechtes. *Jenaisch. Zeitsch. Bd. XVI, 1882.*
49. WILLIAMSON. — On the microscopical structur of the scales of some ganoid and placoid fishes. *Philosoph. Transact., 1849.*
51. — — — Investigations into the structure and development of the scales and bones of fishes. *Philosoph. Transact., 1851.*
80. WIEDERSHEIM. — Zur Histologie der Dipnoerschuppen. *Arch. für mikr. Anat. Bd. XVIII, 1880.*
- 89-91. ZACHARIADES. — Différentes notes sur la structure du tissu osseux. *C. R. Société de Biologie : 9 et 10 mai, 19 octobre, 9 novembre 1889 ; 30 mai 1890 ; 25 avril, 6 juin et 18 juillet 1891.*
96. — — — *Travaux du laboratoire d'histologie du Collège de France.*
78. ZIEGLER. — *Virchows Arch. 73, Bd.*





RECHERCHES MORPHOLOGIQUES, ANATOMIQUES,
SYSTÉMATIQUES ET TÉRATOLOGIQUES
SUR LES *THYMELEA* DES ENVIRONS DE MARSEILLE,

PAR

C. GERBER,

Professeur à l'École de Médecine de Marseille.

Ayant rencontré plusieurs pieds de *Thymelaea hirsuta* L. et de *T. sanamunda* ALL. attaqués par un Acarien du genre *Eriophyes*, nous avons étudié les déformations curieuses que le parasite, vivant surtout dans les fleurs, avait déterminé dans ces dernières. Au cours de ces études, nous avons dû comparer les fleurs parasitées aux fleurs normales et, par suite, examiner de près celles-ci. Nous avons été ainsi amenés à constater un certain nombre de faits morphologiques susceptibles de déterminer des modifications dans la classification de ces plantes; aussi avons-nous étendu cette étude à tous les *Passerina* (1) qui croissent aux environs de Marseille. C'est l'ensemble des recherches morphologiques, anatomiques, systématiques et tératologiques ainsi faites que nous allons exposer.

(1) Nom donné le plus généralement dans les Flores aux *Thymelaea* français.

I. RECHERCHES MORPHOLOGIQUES, ANATOMIQUES ET SYSTÉMATIQUES.

A. *Thymelæa tartonraira* ALL. — Occupons-nous d'abord du Tartonraire, de cette jolie plante méridionale que le provençal PIERRE PÆNA décrit avec tant d'esprit dans le *Stirpium adversaria* et qui doit son nom marseillais : Tarton-arrayro ou Tart-en-rayre à ses propriétés cathartiques (1). Depuis l'époque lointaine où cet ami des plantes rencontra le Tartonraire dans une localité certainement moins aride et moins triste de nos jours que du temps de PÆNA (« Circum Massiliam, locis ad mare devexis, præsertimque collem vulgo *Mont Rond* vocatum, squalidum, aridum, glareosum »), notre thymélæacée a souvent changé de nom générique. Appelée *Tartonraire gallo-provinciæ Massiliensium* par les auteurs des *Adversaria novæ*, qui en donnèrent la première description, elle devint pour BAUHIN et pour TOURNEFORT : *Tymeacla foliis candidantibus serici instar mollibus*; puis, LINNÉ la place dans le genre *Daphne* (section *Floribus lateralibus*) sous le nom *Daphne tartonraira*. Un peu plus tard, en 1785, ALLIONI restitue bien à cette plante sa place dans le genre *Thymelæa* et l'appelle *Thymelæa Tarton-raira*, mais LAMARK la remet dans le genre *Daphne* sous le nom de *Daphne candicans*.

Somme toute, jusqu'ici le Tartonraire n'avait oscillé qu'entre les genres *Daphne* et *Thymelæa*; à partir de SCHRADER et de DE CANDOLLE les oscillations prennent une amplitude plus considérable. Ces botanistes rangent en effet le Tartonraire dans le genre *Passerina* sous le nom de *Passerina tartonraira* et c'est sous ce nom que notre espèce provençale se trouve dans toutes les flores, même les plus récentes, bien que, depuis longtemps elle ait été débaptisée. Dès 1843, MEYER, étudiant de très près le genre *Passerina* tel qu'il était compris à cette époque, constate que le Tartonraire ne peut y rester, et crée pour lui et quelques autres plantes voisines le genre

(1) LUDOVIC LEGRÉ. Marseille 1899. PIERRE PÆNA et MATHIAS DE LOBEL, p. 72. La Botanique en Provence au XVI^e siècle.

nouveau *Chlamydanthus* (1). Peu de temps après, MEISNER, l'auteur de la monographie des Thymelacées dans le prodrome, fait passer ce genre à l'état de section du genre *Thymelaea*. Depuis, tous les auteurs qui se sont occupés de cette espèce, ont respecté la manière de voir de MEISNER, de sorte qu'actuellement le Tartonraire est considéré comme le *Thymelaea tartonraira* ALL.

Je crains fort que cette dernière appellation ne soit pas définitive, et que l'espèce décrite par PÆNA soit obligée de reprendre ses pérégrinations jusqu'à ce qu'elle trouve une nouvelle place qui lui convienne mieux. Voici pourquoi : Les fleurs d'un grand nombre de Thymelacées offrent, entre l'androcée et le gynécée, un verticille surnuméraire le plus souvent hypogyne et se présentant sous la forme d'un anneau lobé ou sous celle de squammules ; c'est un disque. Tous les auteurs qui ont étudié cette famille considèrent la présence ou l'absence de ce disque comme un caractère générique de la plus haute importance ; aussi, ne manquent-ils pas, dans la diagnose des genres d'indiquer cette présence ou cette absence de disque. Or, consultons les monographies des Thymelacées ; toutes indiquent le genre *Thymelaea* comme dépourvu de disque : « *Squamulae hypogynae nullae* » dit en effet MEISNER dans le prodrome (2), « *Germen disco hypogyno destitutum* » dit également BAILLON dans son Histoire des plantes (3), « *Receptaculareffigurationen o* » dit enfin GILG, dans le plus récent travail d'ensemble publié sur la famille (4). Eh bien, l'examen de la fleur du Tartonraire nous a permis de constater la présence constante d'un disque hypogyne, de *Receptaculareffigurationen*. Il suffit de jeter un simple coup d'œil sur les figures 2, 3, 4, 6, 7 pour être convaincu de l'existence de ce disque et pour être renseigné sur sa forme. Nous n'avons donc pas le droit de laisser l'espèce dont nous parlons dans le genre *Thymelaea* tel qu'il est actuellement compris.

Deux alternatives s'offrent à nous : ou bien modifier la diagnose

(1) MEYER. Remarques sur les genres de Daphnacées sans écailles périgynes, et exposition des caractères de ces genres. — *Bull. soc. imp. des natur. de Moscou et An. Sc. Nat. Bot.*, 2^e série, t. XV, p. 45.

(2) C. F. MEISNER. *Thymelaeaceae*. *Prodromus systematis universalis regni vegetabilis*. Pars XIV, p. 551.

(3) H. BAILLON. *Thymelaeaceae*. *Histoire des Plantes*, t. 6, p. 133.

(4) GILG. *Thymelaeaceae*. *Die natürlichen Pflanzenfamilien III*, Teil 6, Abteilung a, p. 237.

du genre, ou bien en faire sortir le Tartonraire et lui chercher une meilleure place parmi les autres genres. Modifier une diagnose est chose fort délicate, et nous pensons qu'il est préférable d'adopter la seconde alternative. Aussi, afin de rechercher les véritables affinités de cette espèce, allons-nous étudier de très près sa fleur qui, à en juger par cette question du disque, ne nous paraît pas avoir été examinée avec toute l'attention voulue.

Le Tartonraire est une plante dressée, de la taille des pieds vigoureux de *Globularia alypum* (pour employer la comparaison de PÆNA et LOBEL), à nombreux rameaux pubescents, à feuilles alternes, petites, obovales, soyeuses, argentées, d'autant plus rapprochées qu'elles sont plus près du sommet des rameaux. A l'aisselle de ces feuilles se trouvent de petites inflorescences composées de deux, trois ou quatre fleurs sessiles. Tant que les fleurs ne sont pas épanouies, tous les pieds sont semblables; mais avec la floraison apparaissent des différences très nettes. On distingue alors deux sortes de pieds: les uns ont des fleurs jaune pâle, les autres, des fleurs jauné orangé. Les premiers sont des pieds femelles, les seconds des pieds mâles. Cette différence de coloration est due à ce que les étamines des innombrables fleurs mâles dont les anthères orangées sont très visibles, rehaussent fortement la couleur jaune verdâtre un peu pâle du périanthe, tandis que le stigmate blanc, capité, seul organe que l'on voit sortir du tube des fleurs femelles également très nombreuses, affaiblit cette même teinte jaune verdâtre un peu pâle du périanthe. Il est bien probable que PÆNA et LOBEL n'ont vu que des pieds femelles en fleurs, dans leur herborisation à Montredon, si l'on s'en rapporte à leur description « flosculos in summo pusillos, et (ni « labat memoria) pallidulos ex albo ». Ce qui nous confirme encore dans cette idée, c'est qu'ils ajoutent: « semine pullo, rotundo Artemise » aut Ambrosiæ »; or nous avons toujours constaté que les pieds femelles, à fleurs jaune très pâle, seuls donnent des fruits. Quoiqu'il en soit, nous devons maintenant étudier les fleurs femelles et les fleurs mâles.

Fleurs femelles. — Les fleurs femelles sont groupées en petites inflorescences, à l'aisselle de toutes les feuilles des pieds femelles. On trouve même des inflorescences sur la partie de la tige dénudée voisine de la région foliée, au-dessus des cicatrices des feuilles

tombées. Ces dernières inflorescences sont réduites généralement à une seule fleur épanouie accompagnée quelquefois d'un petit bouton floral, tandis que les premières présentent deux ou trois fleurs épanouies accompagnées de trois ou deux boutons floraux. Fleurs et boutons floraux sont sessiles, insérés sur un axe très court qui présente entre les diverses fleurs de petites bractées argentées, soyeuses. Ces bractées recouvrent complètement les boutons floraux placés à leur aisselle.

La fleur ouverte est petite, longue de cinq à six millimètres. Le périanthe hypocratérimorphe est formé de quatre pièces jaunes verdâtres soudées dans les deux tiers de leur longueur et s'étalant ensuite. Deux de ces pièces, apposées, sont recouvrantes et plus grandes que les deux autres recouvertes. Les premières présentent sur leur face externe une grande quantité de poils; les secondes en ont beaucoup moins, surtout sur les parties latérales recouvertes dans le bouton (fig. 1). La face interne de chacune de



FIG. 1

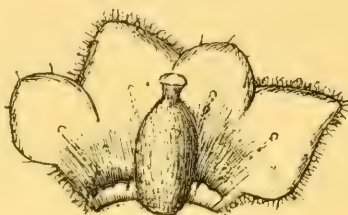


FIG. 2

FIG. 1. — Fleur femelle de *Thymelaea tartonraira* ALL. Gr. linéaire 5/1.

FIG. 2. — La même fleur, ouverte et étalée.

ces pièces périanthiques est lisse et présente en son milieu, un peu plus haut que le point où elle devient libre, quatre écailles microscopiques ou à peine visibles à la loupe. Ces quatre écailles sont disposées en un verticille (fig. 2). Sur le tube périanthique, aux deux tiers de sa hauteur, on remarque également un deuxième verticille d'écailles. Ces quatre dernières alternent avec les premières et présentent la même grandeur et la même forme. A ces huit écailles aboutissent huit faisceaux libéroligneux très minces, partant de la base de la fleur. Les écailles occupent, dans la fleur femelle, la position des étamines de la fleur mâle et sont placées aux extrémités des mêmes faisceaux; elles représentent donc bien

des restes d'étamines et la fleur est *femelle par avortement*.

Au centre, se trouve un ovaire uniovulé, pubescent, ovoïde, faiblement stipité, dont le sommet atteint à peine l'extrémité supérieure du tube périanthique ; il est surmonté d'un style court et d'un stigmate capité. Cet ovaire est entouré à sa base par une cupule extrêmement mince qui s'insère un peu au-dessous, sur la ligne même d'insertion du périanthe ; aussi, quand on étale ce dernier (fig. 2) la cupule est-elle entraînée avec lui le plus souvent. Ce disque hypogyne présente le plus généralement huit lobes groupés deux par deux de façon à constituer quatre parties bilobées, ces parties étant soudées par leur base sur une plus ou moins grande hauteur. La transparence, la faible hauteur de ce disque expliquent qu'il n'ait pas été aperçu par les auteurs. Il est néanmoins très net ; visible à la loupe, le microscope permet d'en étudier tous les détails, et nous l'avons toujours trouvé dans les fleurs que nous avons examinées. Nous l'avons représenté dans la fig. 3 avec sa forme et sa position par rapport à l'ovaire. Il est des plus facile à voir chez certaines fleurs femelles qui, nous ne savons pour quelle cause, n'ont pas d'ovaire, de sorte que le disque reste seul au centre de l'ovaire. Certains pieds, rares il est vrai nous ont offert un sixième de leurs fleurs femelles ainsi devenues neutres et où le disque se remarque très bien. Une semblable fleur est représentée avec son périanthe à moitié enlevé, dans la fig. 4.

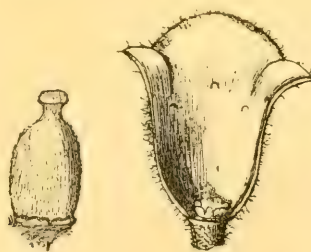


FIG. 3

FIG. 4

FIG. 3. — Ovaire et disque hypogyne du *T. tartonraira* ALL. Le périanthe de la fleur est enlevé.

FIG. 4. — Fleur femelle de *T. tartonraira* ALL. dépourvue d'ovaire. La moitié a été enlevée pour montrer le disque.

Fleurs mâles. — Les fleurs mâles sont sessiles et groupées en petites inflorescences semblables aux inflorescences femelles. Ces

inflorescences se rencontrent à l'aisselle de toutes les feuilles des pieds mâles ; mais on n'en trouve généralement pas sur la portion de tige dont les feuilles sont tombées. A cette première différence avec les inflorescences femelles s'en ajoute une seconde ; il n'y a guère que deux ou trois fleurs dans chaque groupe de fleurs mâles et l'axe très court qui porte celles-ci possède moins d'écailles argentées que l'axe correspondant des groupes femelles.

Le périanthe de la fleur mâle ressemble beaucoup à celui de la fleur femelle ; il est seulement un peu plus jaune. A la place occupée par les huit écailles de la fleur femelle, on trouve huit étamines à filets grêles et courts, à anthères grosses, ovales, jaune orangé. Au



FIG. 5

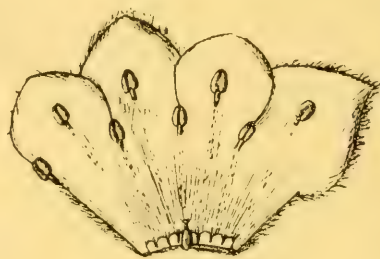


FIG. 6

FIG. 5. — Fleur mâle de *Thymelaea tartonraira* ALL. Gr. linéaire 5/1.

FIG. 6. — La même fleur ouverte et étalée.

centre, se trouve un pistil stérile formé d'un ovaire très petit surmonté d'un style court et d'un stigmate capité. Ovaire, style et stigmate de ce gynécée microscopique sont flétris au moment de l'anthèse ; mais dans le bouton floral très jeune, ces diverses parties sont identiques aux parties correspondantes de la fleur femelle. S'il n'existe aucune différence entre le pistil des deux sortes de fleurs très jeunes il n'en est pas de même pour l'androcée ; déjà, à ce moment les anthères sont bien constituées dans les fleurs mâles, alors qu'il n'y a que les écailles microscopiques correspondantes dans les fleurs femelles. Ces dernières continuent à évoluer en développant uniquement leur pistil, tandis que les étamines seules achèvent leur évolution dans les fleurs mâles, dont le pistil subit un arrêt brusque de développement ; il en résulte que les fleurs arrivées à leur complet développement sont, les premières femelles

par avortement, les secondes mâles également par avortement.

Nous nous attendions à ce que la cupule ait subi le même arrêt de développement que le pistil ; il n'en est rien ; elle est aussi bien conformée que dans la fleur femelle, présente les mêmes dimensions, les mêmes caractères. Elle est même beaucoup plus facile à voir, un vide assez considérable existant entre l'ovaire avorté et la cupule (fig. 6).

Chez quelques fleurs mâles, rares en vérité, le pistil se développe davantage ; mais il reste toujours beaucoup plus petit que dans les fleurs femelles ainsi qu'on en peut juger en comparant la fig. 7 représentant une pareille fleur à la fig. 2 représentant une fleur



FIG. 7. — Fleur mâle de *T. tartonraira* ALL. à ovaire un peu plus développé que la précédente.

femelle ; de plus, l'ovule ne se développe pas en graine. Il en résulte que le Tartonraire n'est pas, à en juger d'après les nombreux échantillons que nous avons étudiés, polygame, ainsi que MEISNER le dit, mais dioïque.

Conclusions. — Ce qui ressort en première ligne de l'étude que nous venons de faire des fleurs mâles et femelles du Tartonraire, c'est la *présence constante d'un disque hypogyne*. Cette espèce n'est donc pas un *Thymelaea*, puisque la caractéristique de ce genre est de ne pas en avoir.

Où placer notre Tartonraire ? Pouvons-nous avec DE CANDOLLE le mettre dans le genre *Passerina* ? Pas davantage. En effet, parlant de ce genre, MEISNER (1), BAILLON (2), GILG (3), sont unanimes à proclamer l'absence de disque. Disons en outre que les *Passerina*

(1) *Loc. cit.*, p. 561.

(2) *Loc. cit.*, p. 134.

(3) *Loc. cit.*, p. 241.

ont des fleurs hermaphrodites alors que notre espèce a des fleurs unisexuées.

Il ne reste plus guère que le genre *Daphne* auquel on pourrait être tenté de rapporter l'espèce en question. Les *Daphne* possèdent en effet un disque ; de plus, ce disque ressemble beaucoup à celui de *Tartonnraire*, comme le montrent les trois citations suivantes empruntées à MEISNER, à BAILLON et à GILG.

« *Discus hypogynus obsoletus vel minutus annularis interdum*
» *brevissime urceolaris vel dimidiatus* » (1).

« *Germen sessile v substipitatum, basi disco parvo v. minimo,*
» *sæpe annulari, cinctum* » (2).

« Häufig finden sich winzige, selten deutlich napfförmige Recepta
» culareffigurationen in der Art eines Ringes am Grunde des Frkn »
(3). Mais les fleurs sont hermaphrodites dans le genre *Daphne* alors que celles de notre espèce provençale sont unisexuées. Il est vrai que l'on peut ne pas attacher une grande importance à ce dernier caractère différentiel car il n'existe plus pour le genre *Ovidia* MEISN., constitué avec les espèces du genre *Daphne* (*sensu latissimo*) qui sont dioïques par avortement. Malheureusement, le disque des *Ovidia* formé de quatre écailles assez grandes, est bien différent de celui du *T. tartonnraire*. De plus les caractères anatomiques de cette dernière plante sont trop différents de ceux des *Ovidia* et des *Daphne* pour permettre de le placer dans l'un ou l'autre genre.

En effet, M. VAN TIEGHEM, dans la remarquable étude anatomique qu'il a faite des Thymelacées, divise les Thymelées proprement dites en deux groupes, d'après le mode de formation du périclerme. Dans le premier groupe, c'est l'épiderme de la tige qui engendre le périclerme ; dans le second, le périclerme prend naissance au-dessous de l'épiderme, dans l'assise corticale externe ou exoderme. Le genre *Daphne* (4) appartient au premier groupe ; au contraire les genres *Thymelæa* et *Ovidia* se trouvent dans le second et même dans une section spéciale de ce groupe, caractérisée par l'absence de tubes criblés périclermiques dans la feuille.

(1) *Loc. cit.*, p. 530.

(2) *Loc. cit.*, p. 131.

(3) *Loc. cit.*, p. 231.

(4) PH. VAN TIEGHEM. Recherches sur la structure et les affinités des Thymelacées et des Pénéacées. *An. Sc. Nat. Bot.*, 7^e série, t. 17, p. 190-195.

Quinze genres composent cette section et se répartissent en deux sous-sections d'après la présence ou l'absence totale de cristaux d'oxalate de chaux dans les diverses régions de la tige et de la feuille. Le genre *Thymelæa* (1), fait partie des trois genres dépourvus de cristaux, tandis que le genre *Ovidia* (2), est parmi les douze genres possédant des cristaux.

Ainsi l'anatomie, pas plus que la morphologie externe ne nous permet de faire entrer le Tartonraire dans aucun des genres de Thymelæacées existants. Nous sommes donc amenés à le considérer comme le type d'un genre nouveau et à rechercher si d'autres *Thymelæa* de notre région ne viendraient pas se grouper autour de lui dans ce nouveau genre.

B. *Thymelæa sanamunda*. ALL. — Cette espèce a subi les mêmes vicissitudes que celle dont nous venons de parler; nous n'insisterons donc pas sur les appellations diverses qu'elle a reçues; il nous suffira de rappeler que MEYER la fit entrer à côté du Tartonraire dans son nouveau genre *Chlamydanthus* et que MEISNER l'y laissa quand il réduisit ce genre à l'état de section du genre *Thymelæa*. Cela n'empêche pas toutes les flores françaises de laisser au *Thymelæa sanamunda* ALL. le nom de *Passerina Thymelæa* que DE CANDOLLE lui avait donné autrefois.

Le Tartonraire est extrêmement commun sur toute la côte de la Méditerranée et plus particulièrement aux environs de Marseille. Il n'en est pas de même du *Thymelæa sanamunda* ALL. C'est une plante des hauteurs que l'on ne rencontre guère, en basse Provence qu'au Pilon du Rouet. L'ascension de ce pic est des plus pénible, les échantillons qui y croissent sont assez rares, et chaque pied ne présente que deux ou trois petites branches de deux décimètres de haut, portant d'un rhizome assez court; aussi n'avons-nous pu récolter qu'une quantité restreinte d'échantillons fleuris; malgré cela, le nombre des fleurs examinées a été assez considérable pour nous permettre de constater que cette espèce, comme la précédente présente un disque hypogyne. Ce disque que nous avons représenté

(1) PH. VAN TIEGHEM. Recherches sur la structure et les affinités des Thymelæacées et des Péneacées. *An. Sc. Nat. Bot.*, 7^e série, t. 17, p. 198-199 et 227.

(2) PH. VAN TIEGHEM. Recherches sur la structure et les affinités des Thymelæacées et des Péneacées. *An. Sc. Nat. Bot.*, 7^e série, t. 17, p. 200 et 227.

dans les fig. 9 et 10 est plurilobé comme celui du Tartonraire, mais ses dimensions sont plus petites.

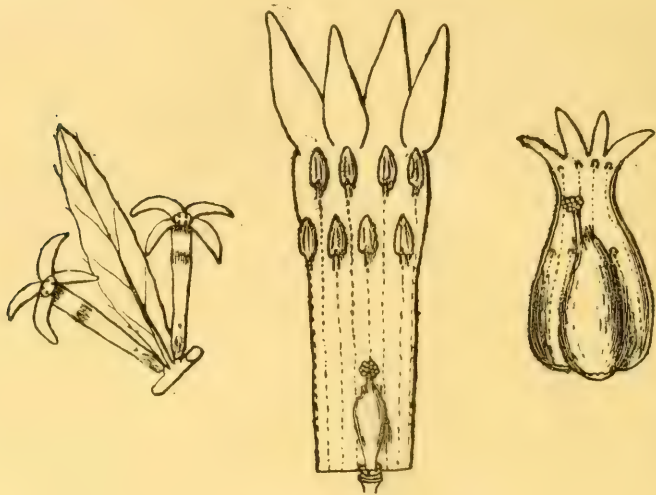


FIG. 8

FIG. 9

FIG. 10

FIG. 8. — Groupe de deux fleurs hermaphrodites de *Thymelaea sanamunda* ALL.

FIG. 9. — Fleur hermaphrodite ouverte et étalée de *T. sanamunda* ALL.

FIG. 10. — Fleur femelle de *T. sanamunda* ALL. ouverte et étalée.

Nous n'insisterons pas sur les autres caractères morphologiques des fleurs qui sont : les unes femelles, les autres hermaphrodites, ces deux sortes étant portées sur le même pied. Tous les auteurs ont en effet bien indiqué la différence de forme qui existe entre les fleurs femelles infundibuliformes et les fleurs hermaphrodites presque cylindriques. Signalons cependant que les fleurs femelles présentent comme celles du Tartonraire, huit écailles microscopiques disposées sur deux verticilles dont l'un est opposé au verticille périanthique et l'autre lui est alterne ; ajoutons aussi que ces écailles occupent la place des étamines des fleurs hermaphrodites et présentent les mêmes relations que celles-ci avec les huit faisceaux libéroligneux qui parcourent longitudinalement le tube périanthique ; ce sont donc, comme pour *Thymelaea tartonraira* ALL., des étamines avortées.

Les fleurs du *Thymelaea sanamunda* ALL. sont réunies en petits groupes de deux à cinq, à l'aisselle des feuilles ; le nombre des

fleurs de chaque groupe est d'autant plus élevé que la feuille axillante est plus rapprochée du sommet de la tige (fig. 8).

De tout ce que nous venons de dire, il ressort que la morphologie florale permet de rapprocher cette espèce de celle que nous avons étudiée au début. L'anatomie autorise également ce rapprochement. M. VAN TIEGHEM, avons-nous dit, a trouvé que la tige du *Thymelaea tartonraira* ALL. présentait un périclerme exodermique, et qu'aucune région de la plante n'offrait de cristaux d'oxalate de chaux. Nous avons fait des recherches de même ordre sur *Thymelaea sanamunda* ALL. que n'avait pas étudiée le savant botaniste et nous avons trouvé que non seulement le périclerme est de même origine (exodermique), mais encore que l'oxalate de chaux cristallisé fait complètement défaut dans toutes les parties de la plante.

Conclusions. — *Thymelaea sanamunda* ALL., ne peut pas plus être conservée dans le genre *Thymelaea* que le Tartonraire. Nous n'essaierons pas de faire rentrer cette plante dans les genres *Daphne*, *Oridia* et *Passerina* car nous nous heurterions aux mêmes difficultés que pour l'espèce précédente. Il ne nous reste qu'une solution : placer cette seconde espèce provençale dans le nouveau genre dont le type sera le Tartonraire.

Les deux espèces que nous venons de passer en revue sont les seules *Thymelaea* de la section *Chlamydanthus* que nous possédions aux environs de Marseille. Il eût été intéressant de poursuivre la recherche du disque chez les autres espèces de la même section ; mais comme ce disque ne peut être observé convenablement que sur les fleurs fraîches, nous avons dû renoncer à poursuivre cette voie et nous avons abordé une autre face du problème. Le genre *Thymelaea* comprend trois sections. Le disque est-il spécial à certaines espèces de la section *Chlamydanthus* ? ou bien se retrouve-t-il dans les deux autres sections ? Ces dernières sont toutes les deux représentées aux environs de Marseille par une espèce ; étudions-en donc les fleurs.

C. Thymelæa hirsuta ENDL. — Il est bien étonnant que dans leurs herborisations à Montredon près Marseille, PÆNA et LOBEL n'aient pas rencontré, outre le Tartonraire, une seconde plante de la même famille, *Thymelaea hirsuta* ENDL. qui abonde dans plusieurs points

de cette localité. Cependant, DE LOBEL, quatre ans après la publication des *Adversaria*, dans sa vaste compilation *Stirpium Observationes* parle de cette plante qu'il appelle *Erica Alexandrina Italarum*. Il dit : « *Alexandrinam vocatam Ericam mittunt* » et obtrudunt Itali quidam petitiones peregrinatis et novitatis » titulo, cum tamen in Gallo provincia et Hispania maritimis » potissimum ejus facilis proventus » (1). La preuve que cette plante qu'il dit exister « in Galloprovincia » n'est autre que *Thymelaea hirsuta* ENDL. est fournie par la figure qui précède ces quelques lignes. On y reconnaît assez bien les feuilles courtes, ovales, obtuses, épaisses, à face supérieure concave, à face inférieure convexe, de cette plante. Elles sont représentées rapprochées sur la tige et imbriquées sur les jeunes rameaux, comme elles le sont en réalité. Malgré cela, nous sommes obligés de croire que DE LOBEL ne connaissait *Thymelaea hirsuta* ENDL. que par le dessin que son éditeur avait dû emprunter à CLUSIUS. Il dit en effet qu'il place cette plante parmi les variétés du *Vermiculatus fruticis acris* lequel appartient à une toute autre famille que les Thyméléacées ; cela montre bien qu'il n'avait jamais vu les fleurs de *Thymelaea hirsuta* ENDL. dont la ressemblance avec celle du Tartonraire est telle qu'on ne peut hésiter à les rapprocher. Cette plante que CLUSIUS appelait *Sanamunda* 3^e est placée par LINNÉ dans le genre *Passerina* sous le nom *Passerina hirsuta* (2). Il l'éloigne ainsi beaucoup du Tartonraire dont il faisait un *Daphne*. Tous les auteurs, depuis, semblent avoir recherché plutôt à éloigner ces deux espèces qu'à les rapprocher. C'est ainsi que MEYER (3) enlevant *P. hirsuta* L. au genre *Passerina*, en fait le type du genre *Piptochlamys* qu'il oppose au genre *Chlamydanthus* où se trouvent *Thymelaea tartonraira* ALL. et *sanamunda* ALL. Si MEISNER (4) a placé ces trois espèces dans le genre *Thymelaea*, il n'en a pas moins maintenu les deux dernières très éloignées de la première en conservant comme sous-genres les deux groupements de MEYER. Nous ne croyons pas que la place assignée au *Thymelaea hirsuta* ENDL. soit définitive, car il nous semble bien que les caractères rapprochant cette espèce du Tartonraire

(1) MATH. DE LOBEL. *Stirpium Observationem*, p. 623.

(2) LINNÉ, *Species*, p. 513.

(3) MEYER. *Loc. cit.*

(4) MEISNER. *Loc. cit.*, p. 557.

sont beaucoup plus importants que ceux l'en éloignant. En effet, l'étude à laquelle nous nous sommes livrés, des fleurs de cette espèce nous a révélé la présence constante d'un disque hypogyne. Mais ce n'est pas la seule affinité qu'elle présente avec le Tartonraire. MEISNER, dans le prodrome donne *Thymelæa hirsuta* ENDL. comme polygame. Il nous a été impossible, sur les nombreux échantillons examinés, de constater la présence d'une seule fleur hermaphrodite. Les fleurs sont, dans cette espèce comme dans le Tartonraire, unisexuées par avortement.

Fleur mâle. — La fleur mâle ne présente, au centre, qu'un pistil extrêmement réduit, difficile à voir à l'œil nu et flétri déjà dans le bouton. Nous ne retrouvons pas, ici, le cas des quelques fleurs mâles de Tartonraire au pistil un peu moins atrophié, si bien qu'on peut dire que la séparation des sexes est encore plus prononcée dans *Th. hirsuta* LIN. que dans *Th. tartonraira* ALL. Si petit que soit le pistil, il est toujours entouré d'un disque hypogyne en forme de cupule lobée, ainsi qu'on peut le constater dans la fig. 13 représentant un pistil avorté, entouré de sa cupule, d'une fleur mâle. Il suffit de rapprocher la fig. 11 représentant une fleur mâle de *Th. hirsuta* de la fig. 5 représentant une fleur mâle de Tartonraire pour voir combien se ressemblent les fleurs mâles de ces deux espèces; cette ressemblance ressort encore plus nettement de la comparaison des fig. 12 et 6, représentant les deux fleurs mâles ouvertes et étalées.



FIG. 11

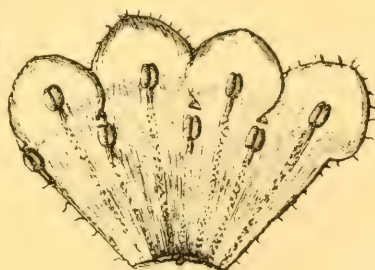


FIG. 12



FIG. 13

FIG. 11. — Fleur mâle de *T. hirsuta* ENDL. Gr. linéaire 8/1.

FIG. 12. — La même fleur ouverte et étalée.

FIG. 13. — Pistil avorté et disque hypogyne d'une fleur mâle de *T. hirsuta* ENDL. Le périanthe de la fleur est enlevé.

Fleur femelle. — Même ressemblance entre cette fleur femelle entière (fig. 14) et celle du Tartonraire (fig. 1) qu'entre les fleurs mâles des deux espèces.

Quant à la fleur ouverte et étalée (fig. 15) elle présente sur la face interne du péricarpe huit écailles microscopiques semblables à celles du Tartonraire et offrant les mêmes rapports avec les huit faisceaux du péricarpe que les étamines de la fleur mâle; ces écailles représentent donc huit étamines avortées. Pour ce qui est du disque hypogyne, il est difficile à apercevoir dans la fleur femelle épanouie car il est distendu par le gros ovaire placé au centre et comme il est très peu épais, et presque transparent, on distingue difficilement ses bords. Mais, si l'on ouvre un bouton floral non encore épanoui, on aperçoit très nettement ce disque (fig. 16) formant une cupule semblable à celle de la fleur mâle et le microscope permet d'en étudier tous les détails.



FIG. 14

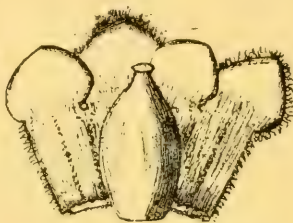


FIG. 15



FIG. 16

FIG. 14. — Fleur femelle de *Thymelaea hirsuta* ENDL. Gr. linéaire 8/1.

FIG. 15. — La même fleur ouverte et étalée.

FIG. 16. — Pistil et disque d'une fleur non encore épanouie de *T. hirsuta* ENDL.

De tout ce que nous venons d'exposer il résulte que les fleurs de *Thymelaea tartonraira* ALL. et de *Thymelaea hirsuta* ENDL. se ressemblent beaucoup et font prévoir une parenté beaucoup plus étroite entre ces deux espèces qu'entre le Tartonraire et *Thymelaea sanamunda* ALL. Il existe bien une différence cependant : tandis que le péricarpe des fleurs femelles tombe quand l'ovaire se transforme en fruit dans *Thymelaea hirsuta* ENDL., il persiste autour de ce fruit dans le Tartonraire ainsi d'ailleurs que dans *Thymelaea sanamunda* ALL. C'est cette différence qui a décidé MEYER à créer pour la première plante le genre *Piptochlamys* et pour les deux dernières le genre *Chlamydanthus*. Hâtons-

nous de dire que cette différence n'est pas essentielle car non seulement la chute du périanthe est très tardive dans *T. hirsuta* ENDL. mais encore souvent elle ne se produit pas.

Si nous consultons l'anatomie, nous trouvons d'autres caractères permettant de rapprocher *T. tartonraira* ALL. et *T. hirsuta* ENDL. M. VAN TIEGHEM a, en effet, montré que dans cette dernière plante le périderme de la tige a la même origine exodermique que dans les espèces de la section *Chlamydanthus*. Il a trouvé également que les diverses régions de la tige et de la feuille de *T. hirsuta* ENDL. se comportent comme celles de *T. tartonraira*, etc., en ce qui concerne les cristaux d'oxalate de chaux qui font complètement défaut. Nous pouvons dire, par suite, que l'Anatomie va donner son appui important à la Morphologie externe pour abaisser la barrière que MEYER et MEISNER avaient établie entre le Tartonraire et *T. hirsuta* ENDL. lorsqu'ils les placèrent dans deux genres ou deux sous-genres différents.

Thymelaea hirsuta ENDL. pour des raisons identiques à celles développées au sujet des deux premières espèces étudiées, non seulement doit quitter le genre *Thymelaea*, mais encore ne peut être placé dans aucun genre actuel de Thymeleacées. Il doit entrer dans le genre nouveau créé pour *T. tartonraira* ALL. et *T. samamunda* ALL.

Jusqu'ici, nous n'avons fait, dans l'étude du *T. hirsuta* ENDL., que citer les analogies et les rapprochements entre cette espèce et le Tartonraire. Nous devons maintenant indiquer les différences spécifiques entre ces deux plantes, différences qui nous permettront de caractériser l'espèce que nous étudions.

1° Les fleurs, sessiles et groupées par 2 ou 5 en de petites inflorescences axillaires comme dans le Tartonraire, sont, par contre, plus petites et non séparées par des bractées.

2° Tandis que le Tartonraire est dioïque; *T. hirsuta* ENDL. est monoïque; mais la monœcie est si faible qu'on pourrait presque dire qu'il y a diœcie. En effet, on trouve deux sortes de pieds: les uns ne portent que des inflorescences femelles, mais un très petit nombre de ces inflorescences présentent une seule fleur mâle, toutes les autres fleurs de ces mêmes inflorescences restant femelles; les autres pieds ne contiennent pour ainsi dire que des fleurs mâles, car ce n'est que sur de très rares inflorescences qu'une fleur devient

femelle tandis que les autres restent mâles. On peut donc dire que la séparation des sexes sur des pieds différents est presque complète ; la plante est sur le point de devenir dioïque.

De cette répartition des fleurs mâles et femelles sur des pieds différents, résulte le même phénomène que dans le Tartonraire. Tandis qu'il est impossible de reconnaître les pieds mâles des pieds femelles avant la floraison, rien n'est plus facile, après l'épanouissement des fleurs. La teinte jaune orangée des nombreuses fleurs mâles tranche sur le fond vert de l'ensemble de l'arbuste et frappe de loin l'observateur, alors que la teinte jaune vert pâle des nombreuses fleurs femelles se perd, se confond dans la teinte verte du végétal tout entier.

3° Enfin le facies des deux plantes n'est pas le même. Nous avons décrit celui du Tartonraire. Quant à *T. hirsuta* ENDL., c'est une plante frutescente atteignant parfois plus d'un mètre de haut ; mais le plus souvent elle laisse retomber presque sur le sol ses nombreux rameaux longs et flexibles, recouverts d'un duvet blanchâtre dans leur jeune âge. Ces rameaux portent des feuilles blanches tomenteuses à leur face supérieure, glabres et vertes à leur face inférieure.

D. *Thymelæa arvensis* LAM. — La quatrième espèce du genre *Thymelæa* que l'on rencontre aux environs de Marseille, mais qui existe dans presque toute la France, est *Thymelæa arvensis* LAM. beaucoup plus connue sous le nom de *Passerina annua* WIKSTR. ou sous ceux de *Stellera annua* SALISB et *Stellera passerina* L.

FASANO, en 1787 (1) a créé un genre *Lygia* pour cette espèce et pour quelques autres lui ressemblant. MEYER (2) a maintenu ce genre et MEISNER (3) l'a fait rentrer dans le genre *Thymelæa* comme troisième section, opposée aux sections *Chlamydanthus* et *Piptochlamys*.

La plante dont nous nous occupons diffère des trois autres que nous nous avons étudiées en ce *qu'elle ne possède pas de disque*. Cette espèce est donc bien un *Thymelæa* vrai, répondant à la diagnose de ce genre.

(1) FASANO in *Atti dell' Ac. di Napoli*, 1787, p. 235, T. 19.

(2) Loc. cit.

(3) Loc. cit.

A la différence florale que nous venons d'indiquer entre *Thymelaea arvensis* LAM. et les trois autres Thyméléacées des environs de Marseille, s'ajoutent des différences anatomiques qu'à bien fait ressortir M. VAN TIEGHEM. L'écorce de la tige est palissadique dans la couche externe ; il n'y a pas de périderme ; l'épiderme de cette tige gélifie la face interne de la plupart de ses cellules. Ces trois caractères ne se trouvent pas dans les trois premières espèces que nous avons étudiées. En voilà plus qu'il n'en faut pour séparer génériquement *Thymelaea arvensis* LAM. de ces trois espèces. Nous considérerons *Thymelaea arvensis* LAM. comme type du genre *Thymelaea* actuel et à cette espèce viendront s'ajouter les Thymelæa dépourvus de disques.

Quel nom donner au genre qui contiendra *T. tartonraira* ALL., *T. hirsuta* ENDL. et *T. sanamunda* ALL.? Les caractères anatomiques et floraux qui rapprochent de *T. tartonraira* ALL., la seule espèce qui constitue la section *Piptochlamys*, en nous faisant rejeter cette section, nous oblige à supprimer son nom ; du même coup il nous est impossible de conserver le nom *Chlamydanthus* pour un genre dans lequel, à côté de certaines espèces conservant leur fruit enveloppé par le périanthe, il en existe d'autres dont les fruits se débarrassent de cette enveloppe.

Nous proposons, pour *T. tartonraira* ALL., *T. hirsuta* ENDL., *T. sanamunda* ALL. et pour toutes les espèces du genre *Thymelaea* actuel, chez lesquelles on constatera la présence d'un disque, le nom générique *Giardia* (1). Les quatre *Thymelaea* des environs de Marseille deviendront ainsi.

Thymelaea tartonraira ALL. : *Giardia tartonraira*.

Thymelaea hirsuta ENDL. : *Giardia hirsuta*;

Thymelaea sanamunda ALL. : *Giardia sanamundaea*.

Thymelaea (Lygia) arvensis LAM. : *Thymelaea arvensis*.

(1) En l'honneur de l'éminent naturaliste de la Sorbonne auquel la biologie est redevable de tant de progrès.

II. RECHERCHES TÉRATOLOGIQUES.

Il nous reste encore deux questions à aborder avant de terminer notre étude.

1^o Le disque des Thyméléacées et en particulier celui que nous avons observé dans le genre *Giardia*, constitue un verticille supplémentaire placé entre l'androcée et le gynécée. Quelle est la signification de ce verticille? Que veulent dirent les lobes ou les squammules qui le constituent? Sont-ce, comme les pièces des autres verticilles de la fleur des feuilles plus ou moins modifiées? ne sont-ce point plutôt de simples productions réceptaculaires n'ayant aucun rapport avec les feuilles.

2^o Les écailles microscopiques qui sont insérées sur la face interne du périanthe des fleurs femelles de nos trois *Giardia*, représentent-elles réellement des étamines avortées, c'est-à-dire des feuilles? Certes, l'identité de situation et de rapport avec les faisceaux libéro-ligneux du périanthe, de ces écailles et des étamines des fleurs mâles rend cette hypothèse bien probable; mais, d'autre part, on sait qu'un certain nombre de Thyméléacées présentent, à la gorge du tube périanthique, des formations que l'on peut considérer, suivant les genres, comme des glandes ou des pétales! Nos écailles microscopiques ne seraient-elles pas des productions semblables, plus ou moins réduites?

Ce n'est que par l'étude des fleurs virescentes que l'on peut espérer résoudre ces deux problèmes. La virescence en effet a pour résultat de rendre plus visible ou de faire réapparaître les caractères foliaires qui se sont atténués ou qui ont disparu lors de la métamorphose florale. Étudions donc les deux cas de virescence qu'il nous a été donné d'observer cette année sur *Giardia hirsuta* et sur *Giardia sanamunda*.

Fleurs virescentes de *Giardia hirsuta*.—Elles se distinguent au premier abord des fleurs normales par la couleur verte et l'épaisseur de leur enveloppe périanthique qui contraste avec la couleur jaune et la minceur extrême de celle des fleurs mâles et femelles. Les pièces de ce périanthe sont, en outre soudées sur une bien plus faible longueur que dans les fleurs normales; aussi la

fleur est-elle étalée, tandis que les fleurs mâles et femelles présentent un tube assez long.

Sur le péricarpe, on ne voit aucune des huit étamines à anthère jaune rougeâtre et à filet court si caractéristique des fleurs mâles, aucune des huit écailles infimes microscopiques de la fleur femelle ; mais on trouve, insérées comme elles sur le péricarpe et formant deux verticilles alternes, des feuilles souvent aussi grandes que les feuilles péricarpales, parfois plus grandes. Ces feuilles sont vertes, rétrécies en pétiole à leur base, acuminées au sommet : elles se rapprochent beaucoup plus des feuilles ordinaires de *Giardia hirsuta* que des feuilles péricarpales.

Ces feuilles, portées par le péricarpe sont des étamines transformées. Ce qui le prouve, c'est l'existence fréquente, sur leurs bords,

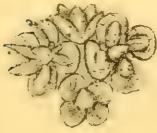


FIG. 17



FIG. 18



FIG. 20



FIG. 19 FIG. 21

FIG. 17. — Glomérule de fleurs virescentes de *Giardia hirsuta* (*T. hirsuta* ENDL).

FIG. 18. — Fleur virescente de *Giardia hirsuta* provenant d'un glomérule mâle ; toutes les étamines sont transformées en feuilles.

FIG. 19. — Fleur virescente de *Giardia hirsuta* provenant d'un glomérule femelle (les écailles microscopiques sont de petites étamines).

FIG. 20. — Fleur virescente de *Giardia hirsuta* provenant d'un glomérule femelle (les écailles microscopiques sont devenues des feuilles à caractère staminateux).

FIG. 21. — Corps central (pistil déformé) d'une fleur virescente de *Giardia hirsuta*.

de deux renflements correspondant aux loges anthériques, mais ces renflements ne contiennent aucun grain de pollen ; on trouve

en leur lieu et place un petit acarien que l'on reconnaît être un *Eryophyes* et qui, d'ailleurs a été déterminé par NALEPA, d'après des échantillons que nous lui avons communiqués.

Le centre de ces fleurs anormales est occupé par un corps ovoïde beaucoup plus gros et plus vert que l'ovaire des fleurs femelles, glabre alors que ce dernier est pubescent et ne présentant aucune trace de style ni de stigmate. Ce corps occupe la place du résidu microscopique du pistil des fleurs mâles aussi bien que celle du gynécée des fleurs femelles. Il présente une cavité toujours dépourvue d'ovule et dans laquelle on rencontre parfois une petite foliole, toujours un grand nombre des Acariens dont nous avons déjà parlé.

Autour de ce corps central il ne nous a jamais été possible de rencontrer la moindre trace du disque hypogyne si caractéristique et cependant le nombre des fleurs virescentes examinées a été considérable.

Le premier problème que nous nous étions posé est donc résolu : *La cupule plurilobée qui entoure la base de l'ovaire de Giardia hirsuta n'est pas formée de feuilles conerescentes ; c'est une émergence florale, un disque.* Quant au second problème il ne peut recevoir sa solution que si nous établissons le fait suivant : les fleurs virescentes proviennent aussi bien des fleurs femelles que des fleurs mâles. Nous aurons alors, en effet, le droit de dire que les écailles microscopiques de la fleur femelle se transformant dans certains cas en des feuilles à caractères staminaux, doivent être considérées comme des étamines avortées et non comme des glandes ou des pétales.

On sait que les fleurs normales de *Giardia hirsuta* sont groupées en des sortes de petits glomérules formés dans les pieds mâles uniquement de fleurs mâles ; et dans les pieds femelles uniquement de fleurs femelles. Quelquefois une fleur mâle d'un glomérule mâle est remplacée par une fleur femelle, mais toutes les autres fleurs de ce glomérule restent mâles ; de même, parfois une fleur femelle d'un glomérule femelle est remplacée par une fleur mâle, mais toutes les autres fleurs de ce glomérule restent femelles. Or, le plus souvent, toutes les fleurs d'un même glomérule sont virescentes. Il en résulte que les fleurs anormales que nous avons rencontrées sur les pieds mâles proviennent de fleurs mâles et celles que nous

avons rencontrées sur les pieds femelles proviennent des fleurs femelles. Par suite les feuilles à caractères staminaux proviennent tout aussi bien des écailles microscopiques des fleurs femelles que des étamines des fleurs mâles; *ces écailles microscopiques sont donc bien des étamines avortées et non pas des glandes ou des pétales.*

Fleurs virescentes de *Giardia sanamunda*. — Certains pieds de *Giardia sanamunda* offrent des rameaux se distinguant au premier coup d'œil des autres par la présence d'un bien plus grand nombre de feuilles, et par l'absence apparente de fleurs. Ces feuilles sont de deux sortes: les unes correspondent aux feuilles des rameaux normaux, les autres beaucoup plus petites sont groupées en petits faisceaux à l'aisselle des premiers. Ces faisceaux tiennent donc la place des fleurs des rameaux normaux.

Examinés de plus près, ils se montrent constitués de douze feuilles portées à l'extrémité d'un pétiole et entourant un corps central, sorte de sac ouvert à sa partie supérieure. Par cette ouverture sort le plus souvent une petite foliole. Quant aux douze feuilles, elles sont disposées en trois verticilles de quatre feuilles et sont d'autant plus grandes qu'elles appartiennent à un verticille plus externe. Chaque faisceau ainsi constitué représente une fleur virescente.

Les quatre pièces du premier verticille ressemblent beaucoup aux feuilles périnthiques des fleurs normales: même nervation, même pubescence; mais, toutes proportions gardées, elles sont beaucoup plus étroites. Elles ne sont coalescentes entre elles que par leur extrémité inférieure, de sorte que le tube qu'elles forment est presque nul. Au contraire, dans la fleur normale, les quatre pièces périnthiques sont soudées en un très long tube, et leur partie libre n'atteint que la moitié de la longueur de ce tube; de plus, ces parties libres sont jaunes alors que les pièces du verticille externe des fleurs déformées sont vertes.

Chacune de ces pièces porte à sa base une des pièces du second verticille; c'est dire que celles-ci occupent la place des étamines opposées aux lobes périnthiques dans la fleur hermaphrodite, et des écailles microscopiques correspondantes dans la fleur femelle. Ces feuilles présentent la même nervation et la même pubescence que les pièces du verticille précédent. Elles en diffèrent par leur

taille plus réduite, et par le rétrécissement considérable de leur moitié inférieure en une sorte de pétiole. Ce pétiole correspond aux faisceaux libéro-ligneux qui, dans les fleurs normales, courent le long du tube périnthique de la base de la fleur aux étamines et aux écailles; quant à la partie élargie supérieure, elle correspond à l'anthère.

Les quatre pièces du troisième verticille sont identiques, sauf la taille, aux quatre pièces précédentes. Elles remplacent les quatre étamines alternes avec les lobes périnthiques dans la fleur hermaphrodite et les quatre écailles microscopiques correspondantes dans la fleur femelle.

On remarque assez fréquemment, à la place d'une ou de plusieurs des huit pièces des deux verticilles internes, la présence d'un nombre correspondant d'étamines, modifiées, il est vrai, mais non pas au point d'être méconnaissables. C'est ce que l'on peut remarquer dans les fig. 22 et 23. Nous sommes donc bien en présence de



FIG. 22



FIG. 23

FIG. 22, 23. — Fleurs virescentes de *Giardia sanamunda*.

fleurs modifiées, et le corps central signalé précédemment n'est autre chose qu'un ovaire laissant sortir de son intérieur un ovule à l'état de lobe foliaire; ce corps central ne présente pas plus, à sa base, de disque, que le corps central des fleurs virescentes de *Giardia hirsuta* de sorte que les fleurs virescentes de *Giardia sanamunda* viennent confirmer l'idée de la nature glandulaire du disque que nous avons émise au sujet de l'espèce précédente. Elles viennent également confirmer ce que nous disions au sujet de la nature staminale des écailles microscopiques.

C'est un Acarien du groupe des *Eriophyidae* qui est la cause des modifications si considérables que nous venons de décrire dans la fleur de *Giardia Sanamunda*. Il pullule dans le corps central et autour de la base des diverses pièces florales transformées.

L'auteur de cette déformation présente tous les caractères de l'*Eriophyes* que nous avons vu déterminer la virescence des fleurs de *Giardia hirsuta*. Or, les pieds déformés de *Giardia sanamunda* poussent dans une garigue calcaire de Saint-Martin-du-Pin, près Montagnac (Hérault). Ils sont donc éloignés d'environ deux cents kilomètres des pieds parasités de *Giardia hirsuta* que nous avons signalés dans les environs de Marseille. De plus, la floraison de *Giardia sanamunda* a lieu environ six mois après celle de *Giardia hirsuta*. Il est remarquable de constater que, malgré ces circonstances défavorables, les deux Thymelacées hébergent le même parasite. Mais il est encore bien plus remarquable de voir ce parasite limiter chez l'une et l'autre espèce, son action aux feuilles florales et respecter les feuilles ordinaires, alors que ce sont ces dernières qui, dans les autres familles végétales, sont le plus souvent attaquées par les *Eriophyidae*.

III. CONCLUSIONS.

Nous pouvons maintenant résumer de la façon suivante les points principaux de l'étude que nous avons faite sur les *Thymelæa* des environs de Marseille.

1^o Le genre *Thymelæa* tel que le conçoivent MEISNER et les botanistes actuels doit être démembré en deux genres :

L'un, *Giardia* contient toutes les espèces de l'ancien genre dont l'ovaire est entouré à sa base par une cupule plurilobée.

L'autre, *Thymelæa* (*sensu stricto*) contient toutes les espèces dépourvues de cette cupule.

Trois *Thymelæa* des environs de Marseille (*T. tartonraira*, *T. hirsuta*, *T. sanamunda*) appartiennent au premier genre, et la quatrième (*T. arvensis*), au second genre.

2^o La cupule plurilobée hypogyne des espèces du genre *Giardia* est d'origine glandulaire.

3^o Les écailles microscopiques portées par la face interne du périanthe des fleurs femelles des *Giardia* ne sont ni des glandes ni des pétales, mais des étamines avortées.

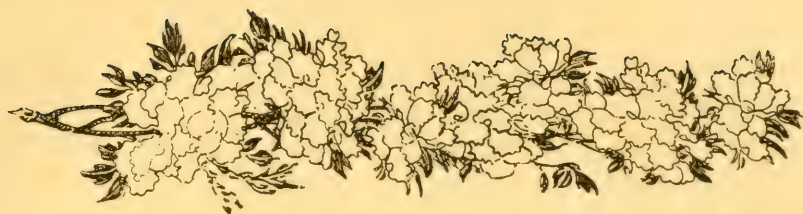
4° Grâce à l'action continue d'un parasite (ou peut-être de deux parasites très voisins, car nous n'avons pu soumettre le second *Eryophyes* à l'observation savante de NALEPA), les fleurs de *Giardia hirsuta* et de *Giardia sanamunda* deviennent vertes, hypertrophiées ; leur périanthe profondément gamophylle se change presque en un verticille dialyphylle ; les fleurs virescentes remplacent leurs étamines ou les écailles microscopiques correspondantes par des feuilles et leur gynécée ou leur trace de pistil par un corps creux dépourvu d'ovule.

5° Ces feuilles d'origine staminale, ce corps central d'origine carpellaire servent d'habitat au parasite.

6° Les fleurs virescentes de *G. hirsuta* et *G. sanamunda* constituent deux phénomènes de castration parasitaire amphigène caractérisés par la transformation des fleurs mâles, des fleurs femelles et des fleurs hermaphrodites vraies en fleurs hermaphrodites morphologiquement, mais neutres physiologiquement.

Marseille, juillet 1899.





DIAGNOSE D'*ERIOPHYES PASSERINAE*, NOV. SP.

PAR LE

D^r ALFRED NALEPA,

Professeur au i. r. Gymnase de l'État à Vienne V.

Corps allongé, cylindrique, bouclier céphalo-thoracique d'une forme semi-circulaire ; ses bords latéraux ne recouvrent qu'en partie

les coxa des deux paires de pattes. La surface est ornée dans sa région médiane de trois saillies linéaires longitudinales, accompagnées de chaque côté de deux crêtes linéaires et courtes ; celles-ci présentent une légère courbure à concavité interne et n'atteignent pas le bord postérieur. Les parties latérales du bouclier présentent quelques stries linéaires et courtes commençant au bord antérieur mais n'atteignant pas le bord postérieur. Les soies dorsales sont un peu plus longues que le bouclier, elles sont insérées sur le bord postérieur, très loin de la ligne médiane et dirigées en arrière.

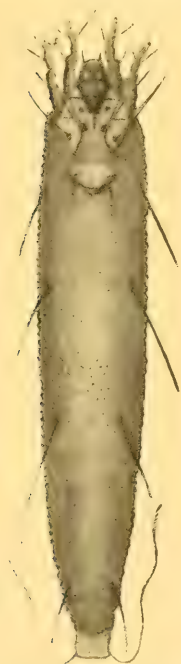


FIG. 1. — *Eriophyes passerinae* NAL. femelle vue par la face ventrale.



FIG. 2. — Bouclier thoracique de *Eriophyes passerinae*.

Le rostre a 18 μ de longueur ; il est légèrement courbé vers la face ventrale et dirigé en avant.

Les pattes sont courtes et nettement articulées. Le dernier article du tarse est presque de même longueur que le premier ; il porte une soie plumeuse à cinq branches. L'ongle la dépasse un peu ; il est légèrement recourbé. Les épimères de la première paire de pattes se réunissent sur la ligne médiane pour former une carène simple (sternum). Les soies thoraciques de la première paire sont insérées derrière l'extrémité antérieure du sternum.

L'abdomen présente environ 75 anneaux finement ponctués. Les soies latérales, insérées plus bas que les soies génitales, sont de même longueur que les soies dorsales, mais plus fines. Les soies ventrales de la première paire sont une fois et demie plus longues que les soies dorsales, celles de la deuxième paire à peu près de même longueur. Les soies caudales sont courtes ; elles atteignent à peine le quart de la longueur du corps et présentent deux petites soies accessoires.

L'épigynium (l'appareil génital externe de la femelle) est petit (18 μ de large), en forme d'entonnoir. La valve antérieure est distinctement striée ; les soies génitales sont insérées latéralement et courtes.

L'épiandrium (l'appareil génital externe du mâle), en forme d'une fente arquée, a 14 μ de large.

Longueur de la femelle 200 μ , largeur 35 μ .

Longueur du mâle 140 μ , largeur 30 μ .

L'*Eriophyes passerinae* détermine une déformation des fleurs de *Passerina hirsuta* D. C. M. le Dr GERBER, qui a récolté cette phytoptocécidie très intéressante aux environs de Marseille, en donne la description suivante :

« . . . les fleurs mâles et les fleurs femelles de *Passerina hirsuta* D. C. deviennent vertes, hypertrophiées, remplacent leurs étamines ou leurs écailles staminales par des feuilles, et leur gynécée ou leur trace de pistil par un corps creux dépourvu d'ovule. . . . Nous sommes donc en présence d'un cas de castration parasitaire *amphigène* transformant les fleurs mâles et les fleurs femelles de *Passerina hirsuta* D. C. en fleurs hermaphrodites morphologiquement, mais neutres physiologiquement. (Compt. rend. Soc. Biol. 1899, 10^e sér., t. 6, p. 205).

Il est bien probable, que la même modification des fleurs de *Thymelaea sanamunda* ALL. que M. le D^r GERBER a recueillie à Béziers (Compt. rend. Soc. Biol. 1899, 11^e sér., t. 1, p. 505) sont aussi causée par l'*Eriophyes passerinae*.





CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DU SYSTÈME NERVEUX SYMPATHIQUE SUS-INTESTINAL OU STOMATOGASTRIQUE DES ORTHOPTÈRES,

PAR

L. BORDAS,

Docteur ès Sciences naturelles, Docteur en Médecine.

Planches IX et X.

Historique. — Le *système nerveux sympathique* des Insectes n'a encore donné lieu qu'à un très petit nombre de recherches.

C'est SWAMMERDAM (1) qui, le premier, il y a plus de deux siècles, décrivit chez l'*Oryctes* un nerf se dirigeant sur le conduit intestinal.

Plus tard LYONET, dans son *Traité anatomique de la Chenille du Saule* (1762), représenta une série de ganglions et de nerfs distribués sur l'appareil digestif.

Au commencement de ce siècle, un certain nombre de Zoologistes, tels que MECKEL, TREVIRANUS, JOHANNES MÜLLER, etc., poursuivant des recherches sur les ganglions groupés autour de l'œsophage et sur les nerfs qui dérivent de ces ganglions, les comparèrent au *grand sympathique* de l'Homme et des Vertébrés supérieurs.

Les travaux de J. MÜLLER (2) sur le système nerveux sympathique

(1) *Biblia naturæ*, Tab. 28, fig. 2 (*Oryctes nasicornis*).

(2) Ueber ein eigenthümliches dem Nervus sympathicus analoges Nervensystem der Eingeweide bei den Insecten in : *Nova Acta, Phys. Med. Acad. G. L. G. naturæ curiosorum*, 1828, Bd. XIV.

de quelques Orthoptères sont fort remarquables pour l'époque et portent principalement sur la Mante, la Taupe-Grillon, la Blatte, la *Phasma ferula*, etc.

Quelques années plus tard, BRANDT, rompant avec ses prédécesseurs, désigna ce système nerveux supra-intestinal sous le nom de *stomatogastrique* (1). Cette dénomination nous semble préférable, à celle de *sympathique* tout court, attendu que le grand sympathique des Vertébrés, comme le fait remarquer E. BLANCHARD (2), accompagnant la moelle épinière dans toute son étendue, lui est relié par une foule d'anastomoses, tandis qu'il n'existe rien de semblable dans le *stomatogastrique* des Insectes.

NEWPORT (3), dans ses recherches anatomiques sur quelques insectes et principalement sur le Sphinx du Troëne, considère le système nerveux qui prend naissance à la base des lobes cérébroïdes et qui émet de nombreux filets à l'œsophage, au jabot, aux glandes salivaires, aux trachées, au cœur, etc., comme l'homologue du *nerf pneumogastrique* ou *vague* des Vertébrés.

Dans un de ses ouvrages intitulé : *Recherches sur les Métamorphoses des Insectes*, E. BLANCHARD (4) parle du système nerveux de la vie végétative, celui que nous désignons sous le nom de *sympathique sus-intestinal* et le figure chez la larve et l'adulte du Dytique (v. page 87). Ce système est composé d'un ensemble de petits ganglions qui, avec les nerfs qui en partent, se divisent en trois portions distinctes : les ganglions et les nerfs intestinaux ; les ganglions et les nerfs du vaisseau dorsal, et enfin ceux des trachées et de l'appareil respiratoire. Aussi, l'auteur compare-t-il ce système, comme l'avait fait du reste NEWPORT, au pneumogastrique des Vertébrés (5).

Enfin, dans deux notes publiées dans les comptes rendus de l'Académie des Sciences, nous avons décrit le système nerveux

(1) BRANDT. *Mémoires de l'Académie des Sciences de St-Petersbourg*, T. III, 1835.

(2) Du grand sympathique chez les animaux articulés. *Ann. Sciences*, N. Zool. T. X., 1858.

(3) On the Nervous System of the Sphinx ligustri : *Philosoph. Transactions*, 1832.

(4) V. Métamorphoses des Insectes, p. 94, 1868.

(5) V. Système nerveux des Insectes : *Ann. des Sciences naturelles*, Zool., t. V, 1846.

stomato-gastrique du *Platyphyllum giganteum* et de quelques autres Orthoptères (1).

Indépendamment du *système nerveux stomato-gastrique* ou *sympathique sus-intestinal*, qui a fait tout spécialement l'objet de nos recherches actuelles, il existe un autre système nerveux situé *au-dessus* de la chaîne ganglionnaire et *au-dessous* du tube digestif. Les filets qui le composent ont été successivement étudiés, chez divers Insectes, par LYONET (1762), NEWPORT (1832), E. BLANCHARD (1858), J. CHATIN (1878), etc.

Le nerf sympathique existe chez la plupart des Insectes, mais c'est surtout chez les larves qu'il apparaît avec le plus de netteté.

C'est LYONNET qui, le premier, en 1762, le signala dans la Chenille du Saule (*Cossus ligniperda*) et désigna, sous le nom de *brides épinières*, les ganglions et les fibres qui le constituent. Vers 1832, le sympathique fut minutieusement représenté, chez le *Sphinx ligustri*, par NEWPORT qui le désigna sous le nom de *système nerveux surajouté*, sans établir aucune comparaison avec le système nerveux des autres animaux.

E. BLANCHARD, après de patientes recherches sur de nombreux Insectes, essaya d'assimiler les *brides épinières* de LYONET et le *système nerveux surajouté* de NEWPORT au grand sympathique des Vertébrés (2). En effet, en examinant des Chenilles ou des larves, on voit, dit-il, un nerf qui tire son origine du centre médullaire sous-œsophagien et s'étend au-dessus de la chaîne ventrale, présentant, de distance en distance, de petits ganglions, d'où dérivent des filets qui vont s'anastomoser avec les nerfs de la chaîne abdominale. Il existe un de ces petits noyaux dans chaque mériode. Cependant ils disparaissent parfois vers la partie postérieure du corps. Les ganglions sympathiques des Chenilles sont d'ordinaire plus isolés et plus faciles à apercevoir que ceux de l'adulte. Ce système, qui envoie des ramifications aux stigmates, aux glandes génitales, etc., peut quelquefois, chez certains adultes, s'unir ou se confondre graduellement avec la chaîne ganglionnaire sous-jacente.

(1) L. BORDAS : Étude du système nerveux stomato-gastrique des Mecopodinae. *C. R. Acad. des Sciences*, 12 octobre 1896.

L. BORDAS : Système nerveux sympathique sus-intestinal des Orthoptères. *C. R. Acad. des Sciences*, 2 août 1897.

(2) Recherches sur le grand sympathique des animaux articulés : *Ann. des Sciences naturelles, Zool.*, t. X, 1858.

Bien que le *sympathique* des Insectes soit impair, il doit cependant être toujours double chez les jeunes larves, comme le cordon thoraco-abdominal, et son apparence simple est due très probablement à la coalescence des ganglions.

Plus récemment encore, J. CHATIN (1) a fait de nouvelles études sur le grand sympathique des Insectes, en s'efforçant de rechercher la trace de sa parenté morphologique et les détails de sa structure intime. Au point de vue histologique, le tronc sympathique est protégé par une fine membrane composée de tissu conjonctif, à fibres ténues, mêlées d'un lacis trachéen des plus abondants. Quant aux ganglions, ils sont formés de cellules arrondies ou ovalaires, présentant une masse granuleuse et un noyau sphéroïdal contenant un ou deux nucléoles (2).

D'après ce court historique de la question, on voit que le système nerveux sympathique des Insectes peut être divisé en deux groupes principaux : le premier ou *grand sympathique* proprement dit, tirant son origine du ganglion sous-œsophagien et comprenant une série de ganglions situés au-dessus de la chaîne ventrale, et le second, qu'on peut désigner sous le nom de *sympathique sus-intestinal ou stomatogastrique*, se trouvant en connexion plus ou moins étroite avec la base des ganglions cérébroïdes et le collier œsophagien.

C'est ce dernier *système (stomatogastrique)* qui fait exclusivement l'objet de notre étude. Ajoutons, dès maintenant, que la division, faite par certains auteurs, des centres nerveux en ganglions angéens, trachéens, stomacaux, etc., est purement hypothétique et ne répond nullement à la réalité ; aussi, pour ne rien préjuger de la

(1) Recherches sur le grand sympathique des Insectes : *Bulletin de la Soc. Philomatique*, 7^e série, 3, 4, 1878.

(2) Notre travail date de 1896. Depuis cette époque, quelques auteurs se sont indirectement occupés du sujet qui nous occupe et ont considéré le *système pharyngien* comme de nature non ganglionnaire. Parmi les mémoires parus, nous allons citer les suivants :

1895. PAWLOWA : Contribution à la connaissance de l'appareil circulatoire et du système nerveux des Insectes (Orthoptères surtout). (*Travail du laboratoire de Zoologie de l'Université de Varsovie*).

1899. R. HEYMONS : Über bläschenförmige Organe bei den Gespenstheuschrecken (*Sitzungsberichte d. k. p. Akad. zu Berlin*, 1899, XXX, p. 563-575).

1899. R. DE SINETY : Remarques sur le système nerveux viscéral, le vaisseau dorsal etc. des *Phasmidac*. (*Bulletin de la Soc. Entomol. de France*, 1899, n^o 16, p. 317).

nature de ces ganglions et de leurs fonctions physiologiques, les avons-nous désignés, d'après leur situation autour de l'œsophage ou à l'extrémité postérieure du jabot, sous les noms de *ganglions frontaux*, *œsophagiens*, *latéraux-œsophagiens* ou *pharyngiens*, *stomacaux*, etc.

Nos recherches sur le *système nerveux stomatogastrique* des Orthoptères ont porté sur à peu près vingt-cinq espèces que nous avons réparties de la façon suivante (1) :

1^o Famille des **Mantidæ** : *Hierodula bioculata* BURM. et *Stagmatoptera predicatoria* STOLL.

2^o Famille des **Blattidæ** : *Blatta germanica* L., *Blabera gigantea* STOLL, *Blabera atropos* STOLL.

3^o Famille des **Acridiidæ**. 1^o Tribu des **Acridiinae**. — *Acridium peregrinum* ou *Schistocerca peregrina* OLIV., et *Caloptenus italicus* LINNÉ.

2^o Tribu des **Ædipodinae**. — *Ædipoda cerulescens* LINNÉ, *Ædip. miniata* PALLAS et *Psophus stridulus* L.

3^o Tribu des **Truxalinae**. — *Truxalis unguiculata* RAMB., *Stenobothrus lineatus* PANZ., *St. stigmaticus* RAMB., *St. longicornis* LATR. et *Mecosthetus grossus* L.

4^o Tribu des **Pamphaginae**. — *Pamphagus elephas* STAL.

4^o Famille des **Locustidæ**. 1^o Tribu des **Mecopodinae**. — *Platyphyllum giganteum* ou *Pseudophyllanæ insularis* WALKER.

2^o Tribu des **Conocephalinae**. — *Conocephalus mandibularis* CHARP.

3^o Tribu des **Decticinae**. — *Decticus verrucivorus* L., *Dect. albifrons* FABR., *Platycleis grisea* FABR.

5^o Famille des **Gryllidæ**. *Gryllus campestris* LATR., *Nemobius Sylvestris* FABR. et *Gryllotalpa vulgaris* LATR.

(1) Pour cette étude, nous avons adopté la classification suivie dans notre mémoire sur l'« Appareil digestif des Orthoptères ». V. *Annales des Sciences naturelles, Zool.* 1897, p. 1 à 208, 12 Pl.

I.

SYSTÈME NERVEUX STOMATO-GASTRIQUE DES MANTIDÆ
ET DES BLATTIDÆ.

1^o *Hierodula bioculata*. — Le système nerveux sympathique sus-intestinal de l'*Hierodula bioculata* diffère essentiellement de celui des Acridiens et de la plupart des autres Orthoptères : 1^o par la réduction considérable des ganglions œsophagiens et 2^o par la présence d'un nerf récurrent impair (V. Pl. ix, fig. 1 et 2).

Le *ganglion buccal* ou *frontal* (V. Pl. ix, fig. 1, G. f.) occupe l'extrémité antérieure du pharynx et affecte la forme d'une masse ovoïde, légèrement bombée à sa face dorsale et amincie dans sa région postérieure. Il émet en avant un filet nerveux cylindrique *ra* qui, après un court trajet, donne de nombreux ramuscules secondaires, innervant la base de la lèvre supérieure.

Des angles antéro-externes de ce ganglion, partent deux gros cordons cylindriques *R* qui enlacent les parois latérales du pharynx, celles de l'origine de l'œsophage et vont s'unir au collier œsophagien *juste au-dessous du point où celui-ci sort du cerveau*. Dans la fig. 2, Pl. ix, le connectil *R* a été intentionnellement placé un peu au-dessous de son point d'origine réelle).

Enfin, de l'extrémité postérieure du ganglion buccal partent le nerf récurrent impair et latéralement deux fins ramuscules qui vont se perdre, après s'être divisés secondairement, sur les parois de l'œsophage.

Le *nerf récurrent* impair *N.r* est très apparent, cylindrique et assez court dans sa première partie. Il passe sur la face dorsale de l'œsophage, sous les ganglions cérébroïdes et va se fusionner avec le ganglion œsophagien *G.o*, très réduit, comparativement à celui des Acridiidæ.

Le *ganglion œsophagien* ou *hypocérébral* est impair, oblong et à diamètre transversal légèrement supérieur à celui du nerf récurrent antérieur. Il communique par deux cordons nerveux très courts avec la paire antérieure des ganglions latéro-œsophagiens *G.l₁* et,

en arrière, il donne naissance au nerf récurrent situé au-dessus du jabot. Ce nerf, impair chez les Blattidæ et les Mantidæ, est, au contraire, double chez les Acridiidæ, les Locustidæ, etc.

Les *ganglions latéro-œsophagiens* (ou *pharyngiens*) Gl_1 et Gl_2 sont au nombre de deux paires. La paire antérieure comprend des ganglions fusiformes, presque en contact par leur face interne et recouvrant à peu près complètement le ganglion hypocérébral. De leur extrémité antérieure part un connectif court et cylindrique qui les relie à la face inféro-postérieure du cerveau. D'autre part, ces ganglions communiquent avec la paire postérieure du système latéro-œsophagien. Ce dernier système est formé par deux ganglions à peu près sphériques, de couleur blanchâtre et appliqués contre la face postérieure de la paire antérieure.

Des ganglions latéro-œsophagiens partent de nombreux filets nerveux allant se distribuer aux parois latérales de l'œsophage, aux glandes salivaires, aux trachées et à l'extrémité antérieure du vaisseau dorsal.

Le *nerf récurrent impair postérieur* (Fig. ix, Nr), part du ganglion œsophagien et émet, à son origine, deux ramuscules de second ordre, courts, divisés à l'extrémité du jabot et correspondant morphologiquement à la paire des nerfs récurrents externes qui existent chez les Acridiens et les Locustides. Le cordon nerveux impair est cylindrique, sinueux et passe généralement dans la région médio-supérieure du jabot. Il parcourt cet organe jusqu'à l'origine du gésier et va aboutir au ganglion stomacal. Ce dernier ($G. a.$), de forme conique en avant et à extrémité postérieure arrondie, émet quatre ou cinq filets b qui vont se distribuer sur le gésier et les appendices intestinaux.

Du nerf récurrent impair partent de nombreux ramuscules latéraux innervant spécialement les parois du jabot.

2^o Blattidæ. — Le système nerveux *stomato-gastrique* de la Blatte est bien développé (1). De l'origine de chaque connectif œsophagien se détache un cordon nerveux qui se dirige, en avant, sur les parois de l'œsophage. Chaque cordon envoie une branche au labre et les fibres qui restent se joignent au-dessus de l'œsophage pour former le ganglion frontal. De ce ganglion part le nerf

(1) V. MIALl et DENNY : The structure and life history of the Cockroach, 1889.

récurrent qui se dirige en arrière, au travers du collier œsophagien et va aboutir, à la face dorsale du jabot, dans un ganglion triangulaire duquel partent latéralement deux nerfs. Chaque nerf se bifurque et donne des rameaux qui vont au jabot et au gésier.

Le nerf récurrent forme un plexus avec une paire de nerfs qui sortent en arrière du cerveau. Chaque nerf est en rapport avec deux ganglions situés l'un derrière l'autre (ganglions pairs) et donnant des rameaux aux glandes salivaires, à l'œsophage et au jabot.

Le système stomato-gastrique varie, ainsi qu'on le verra, suivant les divers insectes.

Le *sympathique sus-intestinal* des autres Blattidæ présente des variations de formes assez considérables. Chez la *Blaber* *atropos*, il comprend trois systèmes de ganglions : le ganglion frontal, les ganglions péri-œsophagiens et le ganglion stomacal (V. Pl. ix, fig. 3 et 4).

Le *ganglion frontal* est impair et directement appliqué sur la région postérieure du pharynx, à peu près vers la naissance de l'œsophage et affecte une forme trapézoïdale, à face supérieure légèrement bombée. Son bord antérieur est courbe et donne naissance à un filet nerveux impair, très grêle, à direction presque droite qui, après avoir innervé la face dorso-médiane du pharynx, se prolonge au-dessous de l'enveloppe chitineuse, jusqu'à l'origine de la lèvre supérieure. Ce filet nerveux émet latéralement de très fins ramuscules qui vont se perdre dans l'épaisseur des parois pharyngiennes.

Des bords antéro-externes du ganglion frontal partent deux connectifs cylindriques (V. Pl. I, fig. 3, *c*) qui se dirigent en arrière, tout en restant étroitement appliqués contre les parois latérales œsophagiennes et vont s'unir au collier œsophagien un peu après sa sortie de la base des ganglions cérébroïdes. Ces connectifs sont uniformément cylindriques et n'envoient, sur les parois de l'œsophage, que de très rares ramifications. Près de leur point d'union avec le ganglion frontal, ils envoient, en avant, deux filets nerveux *ne*. Le point d'origine de ces ramuscules est des plus variables (V. Pl. ix, fig. 4, *n*) : ils naissent tantôt à peu de distance des extrémités antéro-externes du ganglion *G*, de sorte qu'ils paraissent émaner du ganglion lui-même ; tantôt, au contraire, ils semblent se détacher du connectif. Cependant, quelle que soit la situation de leur point d'origine, on doit, chez la *Blaber*, considérer les nerfs

latéraux n comme de simples ramifications des connectifs C.

Le second système comprend le ganglion œsophagien impair et les deux paires de ganglions latéro-œsophagiens antérieurs et postérieurs (g_1 et g_2 , fig. 3).

Le *nerf récurrent* est cylindrique et va aboutir au *ganglion stomacal*. Ce dernier (V. Pl. IX, fig. 5) est directement appliqué contre la face dorsale du jabot, dans la région postérieure thoracique, en un point compris entre le méso et le métathorax. Il est triangulaire, à face dorsale légèrement bombée et à face inférieure aplatie. Son extrémité antérieure, amincie et conique, se continue directement avec le nerf récurrent impair, et de ses deux angles latéro-postérieurs partent deux cordons nerveux (A B) qui se dirigent sur les parois latérales du jabot et émettent, chemin faisant, de nombreuses ramifications capillaires se distribuant à l'extrémité du jabot et sur les glandes salivaires. Les deux cordons émanés du ganglion stomacal se prolongent postérieurement et peuvent être suivis jusque vers la partie terminale du gésier et l'origine de l'intestin moyen. Des faces latérales du ganglion partent également quelques filets nerveux capillaires, très courts.



II.

SYSTÈME NERVEUX STOMATO-GASTRIQUE DES
ACRIDIDÆ.

1^o Acridiinae. — (V. Pl. ix, fig. 6 et 9). — Chez le *Caloptenus italicus*, le ganglion frontal ne présente aucune particularité et la partie œsophagienne du système stomato-gastrique comprend une partie paire et une partie impaire (V. Pl. ix, fig. 6).

Le système impair est formé par le *ganglion œsophagien* ou hypocérébral *F.*, de forme quadrangulaire, aminci en avant, élargi en arrière et placé vers la partie médiane de l'œsophage. Il émet latéralement deux connectifs qui pénètrent dans les ganglions latéro-œsophagiens antérieurs *G.a.*. Ces derniers sont minces, lamelleux, blanchâtres, dressés presque verticalement et unis par leurs bords latéro-internes. Ils forment, de la sorte, une espèce d'arcade sous laquelle est situé le ganglion œsophagien. Ces mêmes ganglions présentent en avant un prolongement *c.a.* qui les unit à la face inférieure du cerveau *c.* De plus, ils émettent latéralement de nombreuses fibrilles nerveuses qui vont se distribuer sur les parois latérales de l'œsophage et les conduits excréteurs des glandes salivaires.

Les ganglions *latéro-œsophagiens postérieurs* sont très volumineux et appliqués contre les parois latérales de l'origine du jabot. Ils sont blanchâtres, sphériques et unis au ganglion impair œsophagien par un connectif grêle et cylindrique, contrairement à ce qui a lieu chez la plupart des autres Orthoptères. On constate de plus l'existence d'un filament nerveux capillaire qui, partant du bord antérieur de ce ganglion, va l'unir à son congénère placé plus avant.

Le ganglion impair médian *F* émet postérieurement deux paires de nerfs récurrents, fusionnés à leur origine. Les récurrents pairs internes sont grêles, fort courts et donnent naissance à de nombreux ramuscules innervant les parois latéro-internes antérieures du jabot. Quant aux nerfs récurrents pairs externes *ap.*, ils longent les parois

latérales du jabot et vont se terminer dans les ganglions abdominaux *Ga*.

Le système nerveux sus-intestinal de l'*Acredium peregrinum* est à peu près semblable à celui de l'*Ædipoda* et l'examen de la fig. 9 nous dispensera de toute description. Les ganglions *stomacaux* (abdominaux) *Ga* sont bien développés et émettent de nombreux filets nerveux qui vont se répandre à la face postérieure du jabot, sur les cœcums intestinaux et la première partie du gésier.

2° *Ædipodinæ*. (V. Pl. ix, fig. 8). — Le système nerveux stomatogastrique est bien développé chez les *Ædipodinæ* et surtout chez l'*Ædipodia cærulescens* que nous prenons, dans cette tribu, comme type de notre description.

Ce système comprend les groupes de ganglions suivants : 1° ganglion frontal ou buccal ; 2° ganglions œsophagiens et 3° ganglions abdominaux ou stomacaux.

Le *ganglion frontal* (*G. f.*, fig. 8) est volumineux, presque ovoïde et à face supérieure bombée. Il est situé au-dessus du pharynx, vers le point d'origine de la lèvre supérieure. De ses coins antéro-externes partent deux commissures cylindriques, entourant l'extrémité antérieure du tube digestif et allant se fixer au collier œsophagien à peu près vers *son point de sortie du cerveau*. Du bord antérieur du ganglion frontal se détache également un filet nerveux impair qui va, en se ramifiant latéralement, se perdre sur les parois supérieures du pharynx et sur celles de l'origine du labre. De l'extrémité postérieure amincie du ganglion frontal part le *nerf récurrent impair* qui suit la crête supérieure de l'œsophage et va s'unir au *ganglion œsophagien* ou *hypo-cérébral*. Ce dernier, de forme tronconique, est en partie recouvert par la première paire des ganglions latéro-œsophagiens et s'unit à ceux-ci par de larges et courts connectifs.

Les gros ganglions cérébroïdes recouvrent en partie tout le système œsophagien et latéro-œsophagien. De l'extrémité antérieure du ganglion *hypo-cérébral* impair et de part et d'autre du nerf récurrent se détachent deux ramuscles nerveux qui vont se distribuer sur les parois latérales de l'origine du tube digestif. Quant à ses coins latéro-postérieurs, ils émettent deux paires de nerfs

d'inégale importance : les nerfs récurrents pairs externes et les nerfs récurrents internes.

Les *ganglions latéro-œsophagiens* sont au nombre de quatre, répartis en deux paires. La paire antérieure comprend des ganglions ovoïdes ou triangulaires reliés d'une part au ganglion hypo-cérébral par un large connectif, et, de l'autre, à la face inféro-interne des ganglions cérébroïdes par une commissure cylindrique α . Ils sont disposés presque verticalement, forment une sorte d'arcade enveloppant le ganglion œsophagien impair et sont eux-mêmes en grande partie recouverts par le cerveau.

La paire des *ganglions œsophagiens postérieurs* comprend deux volumineuses masses sphériques d'une teinte blanc mat G_2 . Chaque masse est directement appliquée contre les parois latérales inférieures de l'œsophage et envoie plusieurs filets nerveux au tube digestif, aux grappes antérieures des glandes salivaires, à leurs canaux excréteurs, au vaisseau dorsal, aux trachées, etc. De plus, un connectif, long et cylindrique, unit chaque ganglion postérieur à son correspondant de la paire antérieure G_1 .

Du système ganglionnaire pair que nous venons de décrire prennent naissance de nombreux filets qui s'enchevêtrent entre eux et forment autour de la partie initiale du tube digestif un *plexus nerveux périœsophagien*.

Les *nerfs récurrents pairs* (V. Pl. ix, fig. 8 *n.i* et *n.e*) se détachent séparément et à très peu de distance l'un de l'autre des deux coins postérieurs et externes du ganglion œsophagien médian. La paire interne est relativement courte et comprend deux filets grêles, mais dont les ramifications très nombreuses vont se distribuer sur les parois dorso-latérales de l'origine du jabot.

La paire externe des nerfs récurrents est de beaucoup la plus importante : elle comprend deux nerfs, relativement volumineux, parcourant la région latérale du jabot et allant se terminer aux *ganglions abdominaux ou stomacaux*. Ces derniers sont situés vers l'extrémité postérieure du jabot, à la région qu'on peut considérer comme l'origine de celle qui, au point de vue physiologique, correspond au gésier des Gryllidæ et des Locustidæ.

Les deux ganglions abdominaux ont une forme triangulaire, à région centrale bombée et à bords amincis. Ils émettent postérieurement quatre ou cinq filets nerveux qui vont se répandre à la

surface de la région postérieure du jabot et aux faces internes des appendices intestinaux.

3° *Truxalinæ* (V. Pl. ix, fig. 7, 10 et 11).—Le système nerveux sympathique sus-intestinal de la *Truxalis unguiculata* comprend le même nombre de ganglions qu'à chez les autres Acridiens, mais présente cependant de notables différences quant à leur situation et à la forme des connectifs qui en dérivent (V. Pl. ix, fig. 10). Les divers déplacements des centres ganglionnaires qu'on observe sont dus principalement à la position du cerveau logé presque à l'extrémité antérieure du rostre céphalique et à la longueur considérable du collier œsophagien.

Le *ganglion frontal* *G* ne présente aucun caractère particulier.

Le *ganglion œsophagien* occupe la même situation que chez les espèces précédentes et est presque fusionné avec la paire antérieure des ganglions latéro-œsophagiens.

Ces derniers sont relativement volumineux, aplatis, allongés dans le sens antéro-postérieur et de couleur blanchâtre. Ils sont en communication par deux longues commissures *Ab*, avec la face inférieure du cerveau. De leurs bords postérieurs externes partent également deux autres commissures, longues et grêles, qui vont s'unir à la paire postérieure des ganglions latéro-œsophagiens. Ces derniers sont constitués par deux petites masses sphériques d'un blanc mat, situées en avant, vers la région médiane du collier œsophagien.

Le *ganglion œsophagien* émet, en arrière, deux paires de nerfs récurrents (V. fig. 10). La paire interne innerve la région médio-antérieure du jabot. Quant à l'externe, elle longe les parois latérales du même organe et va s'unir aux ganglions stomacaux *Ga*, situés un peu en avant des extrémités libres des appendices ou cœcums intestinaux. De ces ganglions partent, comme dans les espèces précédentes, de nombreux ramuscules nerveux.

Le *système nerveux stomatogastrique* des autres *Truxalinæ* mérite une description à part. Nous l'avons étudié chez les espèces suivantes provenant du Plateau Central de la France, à savoir : *Stenobothrus lineatus* PANZ., *Stenobothrus stigmaticus* RAMB., *Sten. bicolor* CHARP., *Sten. longicornis*, LATR., etc., et *Mecosthetus grossus* L. (V. Pl. ix, fig. 7 et 11).

Ce système est formé d'un nerf récurrent impair antérieur, situé au-dessus de l'œsophage et reliant le ganglion frontal au ganglion

œsophagien ou hypo-cérébral et de deux cordons nerveux (nerfs récurrents pairs) parcourant les parois latérales du jabot et allant aboutir au ganglion stomacal, appliqué un peu en avant de l'extrémité antérieure des cœcums intestinaux. A cet ensemble de centres et de rameaux nerveux sont adjoints les ganglions latéro-œsophagiens placés de chaque côté de la portion initiale du tube digestif.

La partie centrale du système, située autour de l'œsophage comprend le ganglion hypocérébral, de forme rectangulaire, légèrement conique en avant, bombé en arrière, à bords latéraux presque rectilignes et à faces supérieure et inférieure à peu près convexe. Il est situé au-dessous et en arrière du cerveau et s'applique directement sur la paroi de l'œsophage. De chaque côté partent deux connectifs qui le mettent en rapport avec le groupe des ganglions pairs.

De sa face antérieure part un gros tronc nerveux, le *nerf récurrent impair* qui, après un court trajet, pénètre dans le ganglion frontal. Celui-ci, d'un volume un peu inférieur au précédent, en diffère également par sa forme. C'est un centre nerveux presque ovoïde et appliqué directement contre la face supérieure du pharynx. De ses coins antérieurs se détachent plusieurs rameaux qui ne tardent pas à se diviser à leur tour et à se distribuer au pharynx et au labre.

Les *cordons nerveux récurrents pairs* postérieurs sont constitués par deux filaments blanchâtres, légèrement aplatis et appliqués contre les parois latérales du jabot dont ils suivent toutes les convolutions. Ils sont facilement reconnaissables à leur couleur d'un blanc mat, à leur constance dans tous les genres et à leur position à peu près fixe. Pendant tout leur trajet, ils émettent de nombreux rameaux disposés perpendiculairement par rapport au tronc principal et qui vont innerver les parois latérales du jabot et les glandes salivaires. Ces divers ramuscules se portent transversalement à droite et à gauche du nerf récurrent, allant ainsi jusqu'à la rencontre de leurs congénères issus du nerf opposé. Arrivé à peu près vers le milieu du jabot, chaque nerf récurrent pénètre dans le ganglion stomacal.

Le *ganglion abdominal* ou *stomacal* (V. Pl. ix, fig. 7 et 11), de forme tantôt ovoïde, tantôt sphérique et de volume à peu près égal à celui du ganglion hypocérébral, est directement appliqué contre les parois du jabot, un peu en avant de l'extrémité antérieure des

cœcums intestinaux. Il donne naissance à plusieurs filets nerveux :

1^o L'un d'eux part de l'extrémité postéro-interne et se dirige vers la paroi supérieure du jabot, jusque vers la région médiane ;

2^o Un second filet va en arrière et parcourt la face antérieure du gésier ;

3^o Du côté externe se détachent également un certain nombre de filaments (3 ou 4) très ramifiés, recouvrant les parois postéro-externes du jabot et les cœcums intestinaux (V. Pl. ix, fig. 11).

4^o Pamphaginæ (V. Pl. x, fig. 8). — Le système nerveux stomato-gastrique du *Pamphagus elephas* est à peu près identique à celui des *Stenobothrus* et des *Mecosthetus* : la seule différence consiste dans la forme qu'affecte le ganglion hypocérébral. Ce dernier est à peu près rectangulaire et pourvu d'une dépression postérieure qui paraît le diviser en deux parties. De plus, sur ce même côté, on constate l'existence de deux paires de filets nerveux qui se prolongent parallèlement en arrière. La paire externe (*ne*), beaucoup plus considérable que la précédente, étend ses ramifications jusqu'au tiers antérieur du jabot.



III

SYSTÈME NERVEUX STOMATOGASTRIQUE
DES LOCUSTIDÆ.

1^o Mecopodinæ (V. Pl. x, fig. 4). — Le stomato-gastrique est très développé chez la plupart des espèces composant la tribu des Mecopodinæ. Dans le *Platyphyllum giganteum*, il comprend un ganglion frontal ou buccal, un ganglion œsophagien ou hypo-cérébral, une paire de ganglions latéro-œsophagiens et deux ganglions intestinaux (stomacaux) placés à la face postérieure du jabot. Ces divers ganglions sont reliés entre eux par plusieurs cordons nerveux, dont les principaux sont : le nerf récurrent impair et deux nerfs récurrents pairs postérieurs. Le grand nombre des centres nerveux et les multiples rameaux qui en partent indiquent suffisamment que ce système doit jouer surtout un grand rôle dans les fonctions digestives et la sécrétion salivaire. Celui concernant les fonctions respiratoires et circulatoires est encore plus problématique.

Le *ganglion frontal* du *Platyphyllum* est rattaché au collier œsophagien par deux commissures. Chacune de ces dernières naît d'une des branches du collier *co*, à peu près au point de sa sortie de la face inférieure du cerveau, vers la région médiane de l'œsophage. Les commissures se dirigent en avant, en s'insinuant à travers la couche musculaire reliant l'œsophage aux parois voisines. Après un court trajet horizontal, chaque racine se relève légèrement, s'applique contre les parois œsophago-pharyngiennes, passe peu à peu vers la face dorsale de l'organe et pénètre ensuite dans le *ganglion frontal G. f.* (V. Pl. x, fig. 4).

Ce dernier a une forme ovoïde, est légèrement bombé en avant, aminci et conique en arrière et renflé sur ses deux faces supérieure et inférieure. Son extrémité postérieure, légèrement conique, donne naissance à un gros tronc nerveux cylindrique, apparaissant très nettement au-dessus des parois pharyngiennes et constituant le nerf *récurrent impair*. Ce dernier, après un trajet de 3 à 4 mill., pénètre dans le ganglion œsophagien.

Le *ganglion œsophagien* ou *hypo-cérébral*, moins volumineux que le frontal, est une masse nerveuse, à face supérieure connexe, de forme quadrangulaire et de laquelle partent de nombreuses ramifications, dont les plus importantes sont deux branches latérales qui, après avoir formé au-dessus de l'œsophage, une sorte de plexus, vont pénétrer dans les *ganglions latéro-œsophagiens*. Ceux-ci, appliqués contre les parois latéro-inférieures de l'œsophage, affectent une forme sphérique et ont une teinte blanchâtre. De leur face externe naissent deux branches qui se dirigent, en se ramifiant, l'une en avant et l'autre en arrière. Enfin, des cornes postérieures du ganglion *hypo-cérébral* naissent deux gros troncs nerveux constituant les *nerfs récurrents pairs*. Ces deux cordons suivent les parois latérales du jabot auxquelles ils sont étroitement fixés et ne présentent, sur leur trajet, aucun renflement ganglionnaire. Ils émettent, de part et d'autre, de nombreuses branches de dimension variable qui vont innerver les parois du jabot, les glandes salivaires, etc.

Les *ganglions stomacaux* ou *intestinaux* sont pairs, symétriques par rapport à l'axe du tube digestif et fixés en un point situé au tiers antérieur du pédoncule du gésier. Ils sont blanchâtres, ovoïdes et émettent, de chaque côté, plusieurs branches allant se ramifier sur les parois latérales du pédoncule et la portion postérieure du jabot. Une branche α (V. Pl. x, fig. 1) issue de la partie postérieure de chaque ganglion intestinal se dirige en arrière en parcourant les parois du gésier. Arrivée au point d'insertion du cœcum intestinal avec le tube digestif, elle se ramifie et donne quatre branches principales dont deux vont innerver l'extrémité antérieure de l'intestin moyen. La troisième, à direction interne, se distribue sur les parois postérieures du gésier, et la quatrième monte le long du cœcum intestinal auquel elle envoie de nombreux filaments nerveux d'une extrême ténuité.

2^o *Conocephalinæ*. — Le *système nerveux sus-intestinal* des *Conocephalinæ* (*Conocephalus mandibularis*) présente un certain nombre de caractères qui nous obligent d'en donner une description à part.

Le ganglion buccal est volumineux, renflé en avant, aminci en arrière et bombé à sa face supérieure. Il émet antérieurement un

filet nerveux cylindrique qui se distribue, en se ramifiant, jusque vers la base de la lèvre supérieure.

Le *ganglion œsophagien*, impair, de forme sphérique, est presque complètement recouvert par la paire antérieure des ganglions latéro-œsophagiens. De son extrémité postérieure partent deux paires de nerfs récurrents.

Les *centres latéro-œsophagiens* antérieurs sont également unis à la base du cerveau par deux courts connectifs. La paire postérieure du système œsophagien affecte la forme d'une lamelle aplatie.

Les *nerfs récurrents* sont également différents, quant à leurs dimensions, de ceux des espèces précédentes. La paire interne est très courte et n'innerve que les parois antéro-supérieures du jabot. La paire externe comprend deux minces filaments qui vont aboutir aux ganglions stomacaux. Ces derniers, de forme quadrangulaire, envoient de nombreux filets nerveux à la surface du gésier et des cœcums intestinaux.

3^o *Decticinae* (V. Pl. x, fig. 2, 5, 7 et 9). — Dans la tribu des *Decticinae*, nous avons tout particulièrement étudié deux types : le *Decticus verrucivorus* et le *Platycleis grisea*.

Le système nerveux sympathique *sus-intestinal* du Dectique est bien développé et comprend un *ganglion frontal*, situé au-dessus du pharynx, un peu en arrière du point d'insertion du labre (V. Pl. x, fig. 2). Ce ganglion a près de 0^{mm},5 suivant son diamètre antéro-postérieur et presque autant dans le sens transversal. De ses coins latéraux partent deux commissures le rattachant à l'origine du collier œsophagien. En avant, se détache un long ramuscule qui va se distribuer sur les parois du pharynx et à la base de la languette. D'autres filets nerveux partent également des commissures *a* mais sont tout à fait rudimentaires, contrairement à ce qui existe chez les Blattides.

Le *ganglion frontal* du *Platycleis grisea* est peu développé et affecte une forme conique, à base antérieure renflée et élargie. Il émet en avant un mince filet nerveux qui va se distribuer sur les parois supérieures du pharynx.

Le système *péricœsophagien* du Dectique comprend le *ganglion œsophagien* ou *hypocérébral* et le groupe pair latéral. Le premier est peu volumineux, de forme ovale et uni au ganglion frontal par le nerf récurrent impair. Ce dernier, large et

aplati transversalement, passe sur l'œsophage et au-dessous du cerveau. Des parois latérales du ganglion œsophagien part un court mais large cordon nerveux qui va se perdre dans le centre latéro-pharyngien antérieur qui lui-même est en rapport, par une mince commissure, avec la base du cerveau. Enfin, de la face postérieure du ganglion œsophagien partent quatre nerfs disposés par paires : les *nerfs récurrents internes*, qui sont courts et innervent les parois antérieures du jabot et les *nerfs récurrents externes*, beaucoup plus volumineux et plus importants que les précédents. Ils longent les parois latérales du jabot et vont se perdre, vers l'origine du gésier, dans les ganglions stomacaux.

Les ganglions *latéro-œsophagiens* antérieurs sont aplatis, allongés et unis à la face inférieure du cerveau par une mince commissure. Une autre commissure, également très grêle, les met en rapport avec les ganglions postérieurs. Ces derniers, plus volumineux que les précédents, sont de forme sphérique. Ils émettent de nombreuses ramifications nerveuses se distribuant au jabot, aux glandes salivaires et à leurs conduits, aux trachées, au vaisseau dorsal, etc.

Les *ganglions stomacaux* (V. Pl. x, fig. 9) ne sont pas situés en face des deux cœcums intestinaux, mais dans l'espace libre laissé entre eux. Ils affectent une forme triangulaire et innervent l'extrémité du jabot, le gésier, les appendices intestinaux, etc.

Le *nerf récurrent impair* de *Platycleis grisea* (V. Pl. x, fig. 5) longe la face dorsale du pharynx et de l'œsophage avant de pénétrer dans le *ganglion œsophagien*. Ce dernier, de forme sphérique, est beaucoup moins volumineux que son homologue du Dectique. Il est relié à la première paire des ganglions latéro-œsophagiens par une étroite commissure. Des coins postérieurs de ces derniers partent deux cordons, grêles et cylindriques, qui vont se mettre en rapport avec les centres latéro-œsophagiens postérieurs. Le système ganglionnaire pair donne naissance à une série de filets nerveux qui s'entrecroisent et s'enchevêtrent autour de l'œsophage, formant ainsi un véritable plexus innervant l'œsophage, le jabot, les glandes salivaires, etc.

De l'extrémité postérieure du ganglion œsophagien ou hypocérébral partent les *nerfs récurrents pairs* internes et externes. Les premiers sont peu apparents et composés de deux filets grêles innervant les parois latéro-dorsales de l'extrémité antérieure du jabot.

Les nerfs *récurrents externes*, beaucoup plus longs que les précédents, longent les parois latérales du jabot et pénètrent ensuite dans les *ganglions stomacaux* situés dans les intervalles libres, compris entre les appendices intestinaux. De ces deux ganglions partent de nombreux ramuscules allant innervier la région postérieure du jabot, le pédoncule antérieur du gésier, le gésier lui-même et les parois latérales des cœcums intestinaux.



IV

SYSTÈME NERVEUX STOMATO-GASTRIQUE DES
GRYLLIDÆ.

Le système nerveux stomato-gastrique du *Gryllus campestris* (V. Pl. x, fig. 4) est remarquable par le grand développement des ganglions frontaux et stomacaux. Il présente, dans son ensemble, de nombreuses analogies avec celui des *Locustidae*.

Le *ganglion frontal* *G. f.* est volumineux, presque sphérique et situé vers la base du labium. Il émet latéralement deux larges commissures nerveuses qui vont se fixer à l'origine des connectifs œsophagiens, et, en avant, un nerf impair ramifié sur les parois latérales de la lèvre supérieure. Enfin, de sa face postérieure, se détache le nerf récurrent impair *ni*, assez court et allant se perdre dans le *ganglion œsophagien* ou *hypocérébral*.

Ce dernier, peu apparent, fusiforme, est complètement recouvert par la paire antérieure des ganglions latéro-œsophagiens auxquels il est uni par une large commissure.

Les *ganglions latéro-œsophagiens antérieurs* sont allongés, aplatis, à bords irréguliers et sont en communication, par l'intermédiaire d'une commissure cylindrique, avec la face inférieure du cerveau. De plus, un filet nerveux, parti de leurs coins postérieurs, les met en rapport avec les centres *latéro-œsophagiens postérieurs*. Ces derniers ont la forme de deux lamelles blanchâtres et aplaties.

Du système ganglionnaire pair (G_1 et G_2 , Pl. x, fig. 4) se détachent des filaments nerveux qui vont se distribuer aux parois intestinales et aux glandes salivaires.

Les *deux nerfs récurrents* pairs se détachent du ganglion œsophagien. Ils se dirigent en arrière, parcourent les parois latérales du jabot et vont finalement se perdre dans les ganglions stomacaux.

Les *ganglions stomacaux*, au nombre de deux (Ga), sont appliqués vers le tiers antérieur du pédoncule du gésier et dans l'espace laissé libre par les cœcums intestinaux. Ils sont fusiformes, légèrement renflés vers leur milieu et amincis à leurs deux bouts.

De l'extrémité postérieure de chacun d'eux part un filet nerveux, très caractéristique, qui parcourt le gésier d'avant en arrière en se ramifiant (*b*). Parvenu à l'origine de l'intestin moyen, il se bifurque, et distribue ses ramifications le long des parois latérales d'un cœcum intestinal qu'il suit jusque vers son extrémité libre.

Le système nerveux *stomatogastrique* du *Nemobius sylvestris* présente de nombreux traits de ressemblance avec celui du *Gryllus* (V. Pl. x, fig. 6). Les différences les plus caractéristiques portent sur la disposition et la forme des ganglions du plexus péri-œsophagien.

Le *ganglion œsophagien* affecte une forme quadrangulaire et communique, par une commissure antérieure, avec la première paire des ganglions latéro-œsophagiens. De son tiers postérieur partent deux rameaux nerveux se ramifiant sur les parois antérieures œsophagiennes; enfin, son extrémité postérieure bifide se continue par les nerfs récurrents pairs postérieurs *n*.

La paire antérieure des ganglions *latéro-œsophagiens*, recourbée en forme d'arc, recouvre le centre médian impair. Chaque ganglion se prolonge, en arrière, par deux bandelettes amincies, accolées sur leur bord interne et se continuant par deux ramuscules très grêles innervant les parois supéro-antérieures du jabot.

Les *ganglions latéro-œsophagiens postérieurs* sont sphériques et assez éloignés des antérieurs auxquels ils sont reliés par de minces commissures.

Le système nerveux *sympathique sus-intestinal* de la *Gryllotalpa vulgaris* est remarquable par le grand développement que présentent les ganglions frontaux et les latéro-œsophagiens postérieurs (V. Pl. x, fig. 3).

Le *ganglion frontal* *Gf* est plus volumineux que celui des autres espèces de la même famille. Il est constitué par un massif blanchâtre, ovoïde ou fusiforme, placé à la base du labre, vers l'extrémité antéro-supérieure du pharynx. De son fond antérieur se détachent : 1^o un nerf buccal impair qui se ramifie dans le labre et 2^o deux petits rameaux nerveux dirigés également en avant. Enfin, de son extrémité postérieure, amincie et conique, se détache le nerf récurrent impair.

Le centre ganglionnaire hypo-cérébral comprend un petit *ganglion œsophagien* médian impair, de forme quadrangulaire et relié au système pair latéral.

Les ganglions *latéro-œsophagiens antérieurs*, bien moins volumineux que les postérieurs, affectent une forme aplatie et lamelleuse. Ils sont directement appliqués sur la face dorsale de l'œsophage et recouvrent complètement le ganglion impair médian *G*. Ils communiquent, par leur extrémité antérieure, avec la face inférieure des centres cérébroïdes *C*₁ et, en arrière par une large commissure, avec les ganglions latéro-œsophagiens postérieurs.

Ces derniers sont allongés, amincis en avant, renflés en arrière, légèrement incurvés dans leur région médiane et présentent une longueur dépassant parfois 1 mill. Leur couleur d'un blanc mat les fait facilement découvrir au moment des dissections.



CONCLUSIONS.

De l'ensemble de nos recherches, portant sur environ vingt-cinq espèces appartenant aux familles des *Phasmidae*, des *Blattidae*, des *Mantidae*, des *Acridiidae*, des *Locustidae* et des *Gryllidae*, nous pouvons déduire les conclusions suivantes.

Le *système nerveux sympathique sus-intestinal* ou *stomato-gastrique* des Orthoptères, assez uniforme dans son ensemble, débute, à l'extrémité antérieure du pharynx, par un ganglion généralement peu volumineux et qu'on peut, à cause de sa position désigner sous le nom de *ganglion frontal*.

Ce ganglion, qu'on trouve dans toutes les espèces, est situé au-dessus du pharynx et un peu en arrière du point d'insertion de la lèvre supérieure. Il affecte une forme sphérique (*Gryllus*) ou tronconique (*Blattidae*, *Mantidae*, *Locustidae*, etc.) et émet, à ses angles antéro-externes, deux commissures cylindriques, plus ou moins longues, qui vont se fixer au collier œsophagien, *immédiatement au-dessous du cerveau*.

De la partie médiane de la face antérieure part un filet nerveux, d'abord simple et cylindrique, mais qui ne tarde pas à se ramifier sur les parois musculaires de la lèvre supérieure. Souvent aussi (*Phasmidae*, *Locustidae*, *Gryllidae*, etc.), on voit également se détacher des angles antéro-externes du ganglion frontal deux ramuscules nerveux dirigés également en avant.

De la face postérieure amincie du ganglion frontal part le *nerf récurrent impair* qui unit ce dernier au ganglion œsophagien.

La partie œsophagienne du système nerveux stomato-gastrique comprend un centre nerveux médian impair et un système latéral ganglionnaire pair. Le premier est représenté par le *ganglion œsophagien* ou *hypocérébral*, de forme ovoïde, tantôt assez développé et tantôt, au contraire, plus ou moins atrophié (*Blattidae*, *Mantidae*, *Truxalinae*, *Platypleis*, etc.). Il est uni aux ganglions latéro-œsophagiens par deux connectifs, généralement cylindriques.

Le *système latéro-œsophagien* comprend deux paires de ganglions. La paire antérieure est constituée par deux ganglions lamelleux et aplatis, recouvrant presque complètement le ganglion

œsophagien. De chacun de leurs coins antéro-externes part une commissure qui unit ces centres à la face inférieure du cerveau.

Chaque ganglion antérieur du système latéro-œsophagien émet en arrière un cordon nerveux cylindrique qui pénètre dans l'un des ganglions de la paire postérieure. Ces deux ganglions, de même forme, sont sphériques, de couleur blanchâtre, et appliqués, sur les parois latérales de l'œsophage, en des points variables suivant les espèces. Ces ganglions sont cependant parfois aplatis et allongés (*Gryllotalpa*).

Du système ganglionnaire latéro-œsophagien se détachent de nombreux filets nerveux, ramifiés et anastomosés entre eux, constituant parfois un *plexus sympathique œsophagien*. Les divers ramuscules nerveux se distribuent sur les parois antérieures du jabot, sur celles de l'œsophage, sur les glandes salivaires et leurs conduits excréteurs, etc.; quelques-uns innervent les tubes trachéens et d'autres l'extrémité antérieure du vaisseau dorsal,

Le ganglion œsophagien émet, en arrière, tantôt *un seul* (*Blattidae*, *Mantidae*), tantôt *deux nerfs récurrents postérieurs*. Quand il n'existe qu'un seul de ces nerfs, il est, en général, situé à la face dorsale du jabot. Lorsque, au contraire, le système est pair, les deux nerfs récurrents longent les parois latérales du jabot, jusqu'à l'origine du gésier.

Chez beaucoup d'espèces (*Acridiidae*, *Locustidae*, etc.), on constate la présence d'une paire interne de nerfs récurrents postérieurs, beaucoup plus courts et plus grêles que les externes. Ils sont constitués par deux filaments très ténus dont les ramifications fort nombreuses se répandent sur les parois dorso-médianes de la première partie du jabot.

Les nerfs récurrents postérieurs externes innervent l'œsophage, le jabot et unissent les *ganglions stomacaux* (ou *abdominaux*) au ganglion œsophagien.

Les ganglions *stomacaux*, tantôt pairs (*Grillidae*, *Locustidae*, *Acridiidae*), tantôt impairs (*Blattidae*, *Mantidae*), affectent généralement une forme triangulaire; ils sont renflés vers leur milieu, amincis sur leurs bords et émettent de nombreux filets nerveux qui vont se distribuer au gésier, aux cœcums intestinaux, à l'origine de l'intestin moyen et à l'extrémité postérieure du jabot.



SUR UN ÉPICARIDE NOUVEAU,
CRINONISCUS EQUITANS (1)

PAR

CHARLES PÉREZ.

Agrégé-préparateur à l'École Normale Supérieure.

J'ai découvert, en septembre dernier, aux environs de Royan (embouchure de la Gironde), un Épicaride nouveau, parasite de *Balanus perforatus* BRUGUIÈRE. Je vais indiquer les caractères essentiels des formes évolutives principales de ce Crustacé.

FEMELLE.

La femelle adulte est un des types les plus curieux de ce groupe d'Isopodes parasites déjà si riche en formes étranges. Elle est uniquement constituée par un sac chitineux en forme d'étoile à quatre branches, deux branches étant dans le prolongement l'une de l'autre, tandis que les deux autres, symétriques entre elles, sont inclinées de 35° à 45° sur l'axe des premières. Les branches cylindro-coniques, à peu près d'égal calibre, s'atténuent à leur extrémité en pointes mousses, et l'ensemble rappelle un peu l'aspect d'une fleur de lis héraldique. La longueur totale varie de 5 à 7 ^m/_m.

Les branches de l'étoile ne sont pas droites, mais incurvées, et tournant toutes leur concavité dans le même sens, de telle sorte que l'étoile ne peut pas reposer sur un plan, mais sur une surface convexe, précisément réalisée par la face dorsale de la Balane.

(1) Travail du Laboratoire de zoologie de l'École Normale Supérieure.

Unique en effet dans chaque Balane infestée, le parasite femelle occupe toujours par rapport à l'hôte une position fixe et parfaitement déterminée. Les deux branches directement opposées de l'étoile sont appliquées contre la ligne médiane dorsale de la Balane, tandis que les deux branches obliques enlacent son extrémité thoracique postérieure; le parasite est ainsi cramponné à son hôte comme une serre d'oiseau de proie (fig. 1).

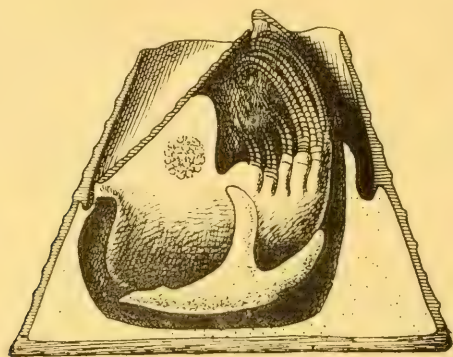


FIG. 1. — Position du parasite par rapport à l'hôte.

Le plan de symétrie de la Balane et de l'étoile coïncident, et je dirai tout de suite, pour simplifier la description ultérieure, que ce n'est pas seulement un plan de symétrie pour la forme extérieure, mais encore pour l'organisation interne du parasite, qu'il représente le plan de symétrie de l'Isopode primitif, et que, comme le montrent les vestiges perceptibles de l'organisation interne, l'orientation du parasite est exactement la même que celle de l'hôte : c'est la face ventrale de l'Isopode qui s'applique sur la face dorsale du Cirripède, et les extrémités antérieure et postérieure des deux Crustacés sont respectivement dirigées dans le même sens. C'est ce qui résulte des faits suivants, où l'on pourra lire les indications : ventral, dorsal, antérieur, postérieur, comme fixées morphologiquement par rapport à la Balane, et comme n'ayant tout d'abord pour l'Isopode qu'une valeur topographique; on verra ensuite que ces termes ont aussi pour l'Isopode leur signification morphologique.

La face dorsale présente des constrictions plus ou moins accusées, ou tout au moins des lignes marquant les limites des segments.

primitifs. En général chez les femelles adultes, on ne peut distinguer une segmentation que dans la région postérieure. Dans un exemplaire cependant (que j'ai représenté fig. 2 B) les lignes de séparation sont visibles jusque dans la région antérieure. Les branches obliques de l'étoile apparaissent comme des expansions latérales du corps; le premier segment qui les suit en arrière présente dorsalement un petit mamelon saillant. Chez le vivant on voit battre sous les deux avant-derniers segments un cœur, réduit à une petite vésicule contractile à parois extrêmement minces, et d'où ne part aucune artère (fig. 2 B *cœ*). Cet organe est un des points de repère les plus décisifs pour l'orientation de l'Isopode.

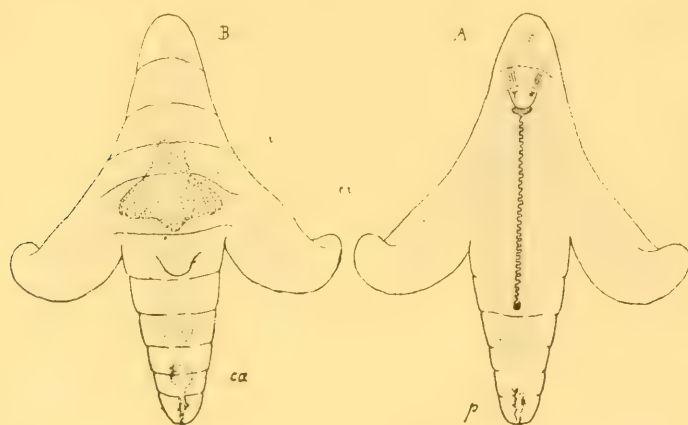


FIG. 2. — Femelle adulte. A; face ventrale; B, face dorsale; *i*, intestin moyen; *cœ*, cœur; *ci*, cavité incubatrice; *p*, proctodeum.

La face ventrale (fig. 2, A) présente vers son quart antérieur une saillie, une sorte de muffle où ni la dissection ni les coupes ne permettent de mettre en évidence aucun organe; mais une pigmentation régulière produite par une disposition symétrique des chromatophores, donne tout à fait l'impression d'une tête vaguement esquissée, et réfléchi en avant de façon à montrer sa face dorsale; deux taches en particulier sont les vestiges manifestes des yeux, et les autres chromatophores marquent sans doute la place des appendices et organes disparus.

La ligne médiane ventrale est occupée par un raphé sinueux se terminant juste en arrière de la tête à un orifice en forme de

croissant, et postérieurement, dans le second segment qui suit les expansions latérales, à un second orifice ovale. Ces orifices servent respectivement à l'entrée et à la sortie du courant d'eau traversant la cavité incubatrice. Celle-ci remplit presque entièrement l'espace compris à l'intérieur des téguments (fig. 2, *ci*). Tout porte à croire qu'elle est formée par un reploiement ventral des bords des segments thoraciques, et que le raphé représente la suture ou mieux la ligne d'engrènement déhiscente de ces bords finement festonnés.

Dorsalement par rapport à la cavité incubatrice, on trouve une masse irrégulière d'un brun rougeâtre, formée de tissus en dégénérescence, vestiges de l'intestin moyen et des tubes hépatiques (fig. 2, B, *i*) ; dans la région tout à fait postérieure quelques débris pigmentaires rappellent la vésicule anale (fig. 2, *p*).

Immédiatement sous la peau quelques fibres musculaires longitudinales sont disposées métamériquement dans les derniers segments (branche postérieure de l'étoile) ; mais elles sont incapables de produire aucun mouvement. La femelle est immobilisée dans son extrême turgescence, et sa rigidité, son aspect parfaitement hyalin, joints à l'éclat gras et réfringent de son épaisse cuticule, lui donnent l'aspect d'un objet taillé dans du quartz. Mais à l'intérieur on voit les battements du cœur et les mouvements péristaltiques de la chambre incubatrice, brassant incessamment les œufs d'un jaune pâles ou les embryons qui se teintent progressivement de rose.

A ce stade le parasite ne paraît plus rien prendre à son hôte, mais profiter seulement du renouvellement de l'eau dans la cavité palléale ; et quand la déhiscence du raphé aura mis en liberté les larves, il ne restera plus du parasite qu'une pellicule chitineuse fripée que la Balane rejettera sans doute à sa prochaine mue. Le parasite semble donc ne pondre qu'une fois.

PREMIÈRE FORME LARVAIRE.

Les œufs sphériques, chargés de vitellus, ont $140\ \mu$ de diamètre. Le développement, qui a lieu dans la cavité incubatrice, paraît être celui d'un Isopode typique, et conduit à une première larve libre représentée fig. 3, *a*. Cette larve, aveugle, ressemble beaucoup à celle de *Hemioniscus balani* BUCHNOLZ et de *Podascon Chevreuxi* GIARD et BONNIER. Les longues soies plumeuses garnissant

les antennes font de ces appendices des rames puissantes dont l'impulsion donne à la nage une allure saccadée rappelant celle des Daphnies. Les six péréiopodes sont construits sur le même type; le propodite est dilaté en une main dont le bord porte deux soies pectinées en éventail, sur lesquelles se ferme un dactylopodite en griffe. Du premier au sixième péréiopode il y a allongement graduel

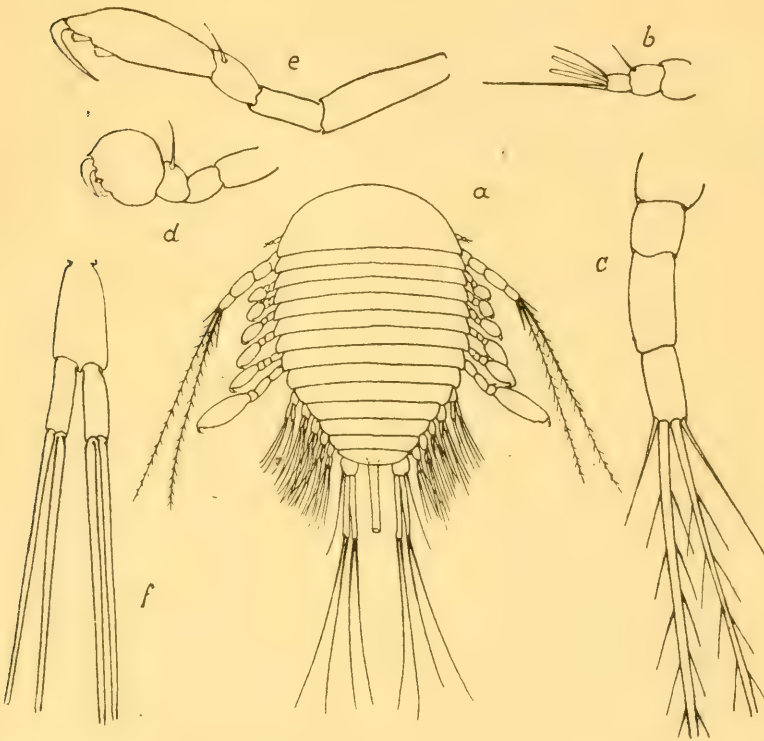


FIG. 3. — *a*, vue d'ensemble de la première larve; *b*, antennule; *c*, antenne; *d*, premier péréiopode; *e*, sixième péréiopode; *f*, un pléopode.

de l'appendice, et en particulier de la main, qui d'une forme trapue, arrondie, passe progressivement à une forme ovale allongée; la variation est plus considérable que chez *Hemioniscus balani*, mais ne va pas jusqu'à donner au sixième péréiopode une allure toute différente, comme cela a lieu chez les *Cryptoniscus*. Les pléopodes au nombre de cinq paires sont biramés; leurs articles sont allongés; l'endo et l'exopodite portent chacun généralement

deux soies, l'exopodite assez fréquemment trois. Je mentionnerai enfin la présence d'un tube pygidial, d'une vésicule rectale fortement pigmentée, et le développement très considérable des uropodes, qui atteignent, avec leurs soies, 180 μ , et sont presque aussi longs que tout le reste du corps.

MALE (forme cryptoniscienne).

On trouve rarement le mâle cryptoniscien avec la femelle dans la Balane ; sa petitesse y rendrait d'ailleurs sa recherche malaisée ; mais je m'en suis procuré un grand nombre en plaçant des *Balanus perforatus* avec un peu d'eau de mer dans une cuvette en

porcelaine. Les formes cryptonisciennes ne tardaient pas à venir nager à la surface, puis à grimper sur les bords de la cuvette, où leur couleur brun rouge, tranchant sur le fond blanc de la porcelaine, permettait de les recueillir facilement.

Ce sont de petits Iso-podes, longs de 1.400 μ , larges de 450 μ , très agiles, nageant d'une allure vive qui rappelle assez celle d'*Eurydice pulchra*. Tandis que la première forme était aveugle, celle-ci présente deux yeux latéraux bien développés ; elle rappelle beau-

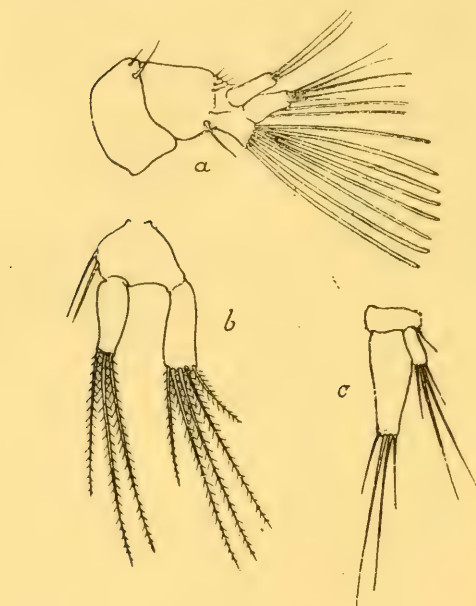


FIG. 4. — Détails de l'organisation du mâle cryptoniscien. *a*, antenne ; *b*, cinquième pléopode ; *c*, uropode.

coup la forme correspondante des *Cryptoniscus* (s. str. parasites des Rhizocéphales). L'antenne est formée de 9 articles, donc 5 pour le fouet. Les deux premiers péréiopodes sont relativement courts,

trapus, terminés par un crochet préhensile, et tenus repliés sous le thorax. Les cinq suivants sont au contraire de vraies pattes ambulatoires, déliées, terminées par des griffes aiguës. Les pléopodes au nombre de cinq paires sont lamelleux, biramés (fig. 4, *b*). L'article basilaire porte du côté interne deux soies ensiformes; l'endopodite et l'exopodite portent chacun cinq soies plumeuses; seul l'endopodite du cinquième pléopode ne porte que trois soies. Une particularité, qui mérite d'être signalée, est que la lame basilaire de l'antennule présente en arrière un bord dépourvu de dents (fig. 4, *a*); les épaulettes coxales en sont également dépourvues. Par ces caractères le type actuel s'éloigne de la majeure partie des *Epicarides* décrits jusqu'ici chez les Entomostracés, et se rapproche des *Cryptoniscus*.

Les formes cryptonisciennes que j'ai observées pouvaient se ranger par la pigmentation en deux catégories: quelques-unes présentaient des chromatophores brun rouge sur toute la face dorsale; la plupart au contraire n'en présentaient que sur la tête et les deux premiers segments thoraciques; la région postérieure était uniquement colorée par la vésicule rectale vue par transparence. Je n'ai pu trouver de particularités anatomiques correspondant à ces différences extérieures. Toutes les formes cryptonisciennes présentaient, avec une anatomie très comparable à celle du mâle de l'*Hemioniscus balani*, des testicules bien développés, avec spermatozoïdes mûrs. Chez un individu cependant, j'ai observé, du côté antéro-interne de chaque testicule l'ébauche d'un organe que la comparaison avec les coupes d'*Hemioniscus* que MM. CAULLERY et MESNIL ont eu l'amabilité de me communiquer, indique nettement comme le début d'un ovaire. Je crois donc, sans avoir suivi comme ces auteurs la métamorphose complète, pouvoir conclure à l'hermaphrodisme protandrique.

*
* * *

En résumé le type que je viens de décrire se rapproche par sa première larve d'*Hemioniscus* et de *Podascon*, et s'en éloigne par sa forme cryptoniscienne, qui rappelle au contraire celle des *Cryptoniscus*; la constitution de la chambre incubatrice de la femelle le rapproche de *Cryptoniscus* et de *Podascon*.

En présence de la description tout à fait insuffisante du parasite mâle trouvé dans une *Creusia* et auquel DANA avait donné le nom de *Cryptothir*, MM. CAULLERY et MESNIL ont à juste titre conservé au parasite de *Balanus balanoïdes* le nom d'*Hemioniscus balani* BUCHHOLZ. La présence, dans deux espèces du genre *Balanus*, de types aussi différents que l'*Hemioniscus* et le parasite que je viens de signaler, permet de supposer une différence aussi grande entre ces derniers et le parasite des *Creusia*. Le nom de *Cryptothir* devra donc être conservé éventuellement pour cet Epicaride qui est à retrouver et à décrire. Je me crois autorisé à proposer pour celui que je viens de faire connaître un nom générique nouveau, et j'adopte celui de *Crinoniscus*, malgré l'imperfection avec laquelle l'étymologie grecque rappelle la fleur de lys héraldique. Ce genre, qui paraît devoir constituer le type d'une sous-famille nouvelle, sera pour le moment uniquement représenté par l'espèce dont la description précède et que j'appelle *Crinoniscus equitans*.

*
* *

Quatre espèces de Balanides sont communes dans la région des environs de Royan que j'ai explorée :

Balanus perforatus BRUGIÈRE,
Balanus improvisus DARWIN,
Balanus balanoïdes LINNÉ,
Chthamalus stellatus DARWIN.

Cette dernière espèce était complètement dépourvue de parasites Epicarides. Le *Crinoniscus* ne se rencontrait que dans les *B. perforatus* et était le seul parasite de cette espèce ; il était rare, d'ailleurs ; j'ai détruit plus de trente mille Balanes pour trouver une quarantaine de femelles, et celles-ci sont devenues particulièrement rares après les mauvais temps de l'équinoxe ; à la fin d'octobre il ne m'était plus possible de rencontrer que des formes cryptonisciennes.

Chez les *B. balanoïdes* j'ai trouvé, assez rarement, un *Hemioniscus* toujours solitaire, que rien ne me porte à considérer comme différent d'*Hemioniscus balani* BUCHHOLZ. On sait que BUCHHOLZ

avait trouvé cet Epicaride à Christiansand (Norvège) chez *B. ovularis* LAMK. (= *B. balanoïdes* L.); c'est aussi chez cette espèce que HESSE paraît l'avoir trouvé dans la rade de Brest, et que CAULLERY et MESNIL l'ont observé récemment aux environs de Cherbourg. Ces derniers auteurs, qui ont eu entre les mains des individus extrêmement nombreux, veulent bien me communiquer qu'ils ont toujours observé une seule femelle, très exceptionnellement deux, dans la même Balane.

A Royan les *B. improvisus* étaient infestés par un *Hemioniscus* avec une telle fréquence, qu'il était difficile de trouver des individus indemnes, ou même ne contenant qu'un seul parasite. Presque toujours la même Balane contenait trois, quatre femelles au moins, d'âge divers, et j'en ai même trouvé jusqu'à sept ensemble, remplissant la cavité palléale sans aucune orientation fixe. La comparaison de la région antérieure non transformée avec la partie correspondante de l'*H. balani* ne fournit aucun caractère différentiel. D'un autre côté la différence des hôtes, le caractère grégaire, ainsi que quelques particularités anatomiques paraissent militer en faveur de la différence spécifique de ces deux *Hemioniscus*, et justifier le nom nouveau d'*H. socialis* que je propose provisoirement pour le parasite de *B. improvisus*. Mais je ne saurais être encore trop réservé sur ce point, n'ayant pu faire la comparaison attentive qui s'impose, ni pour les mâles, ni pour les formes larvaires.

Paris, le 20 février 1900.



INDEX BIBLIOGRAPHIQUE.

1852. DANA. — U. S. Exploring Expedition. Crustacea, part. II, p. 801, pl. 53, fig. 6.
1866. R. BUCHHOLZ. — Ueber *Hemioniscus*, eine neue Gattung parasitischer Isopoden. *Zeitschr. f. w. zool.*, Bd. XVI, p. 303.
1867. HESSE. — Crustacés rares ou nouveaux des côtes de France. Onzième article. *Ann. d. Sc. nat. (Zool)*, 5^e série, t. VII, p. 123.
1895. GIARD et BONNIER. — Sur les Épicarides parasites des Arthrostracés et sur quelques Copépodes symbiotes de ces Épicarides. *Bulletin scientifique*, t. XXV.
1899. M. CAULLERY et F. MESNIL. — Sur la morphologie et l'évolution sexuelle d'un Épicaride parasite des Balanes (*Hemioniscus balani* BUCHHOLZ). *Comptes rendus Acad. Sc.*, Séance du 13 novembre 1899, t. CXXIX, p. 770.
1900. CH. PÉREZ. — Sur un Épicaride nouveau *Crinoniscus equitans*. *Comptes rendus Acad. Sc.*, Séance du 19 février 1900, t. CXXX.





RECHERCHES

SUR LE

NOMBRE DES FEUILLES CARPELLAIRES QUI ENTRENT DANS LA CONSTITUTION DU GYNÉCÉE DES CRUCIFÈRES,

PAR

C. GERBER,

Professeur à l'école de Médecine de Marseille.

INTRODUCTION.

Lorsque l'ovaire d'une fleur est divisé en deux loges par une cloison, généralement les graines sont portées par la partie de la cloison qui est au centre même de l'ovaire. On dit alors que le gynécée est formé par deux feuilles carpellaires fermées et accolées. Ce qui le prouve d'ailleurs c'est que, lors de la déhiscence du fruit, la cloison se dédouble et chacune des deux feuilles carpellaires s'ouvre suivant la ligne que porte les ovules, de sorte que ceux-ci sont appendus aux bords de ces feuilles.

En second lieu, quand un ovaire porte les ovules sur ses parois mêmes, suivant deux lignes opposées (placentation pariétale) on dit qu'il est formé par deux feuilles carpellaires ouvertes et concrescentes par leurs bords. Un pareil ovaire n'est pas, d'habitude, divisé en deux loges par une cloison et, à la déhiscence, le fruit se divise en deux parties portant les ovules sur leurs bords.

Enfin, la nervure médiane des feuilles carpellaires qui constituent un ovaire uni ou pluriloculaire, se continue dans le style et

les stygmates, si bien que ces derniers sont superposés aux feuilles carpellaires et non alternes avec elles.

Puisque, dans les crucifères l'ovaire est divisé en deux par une cloison, on pourrait croire à l'existence de deux feuilles carpellaires fermées; mais cette cloison ne se dédouble pas lors de la déhiscence; elle se sépare des valves dorsales, qui deviennent libres: voilà des faits qui cadrent mal avec l'hypothèse de deux feuilles carpellaires fermées. Comme les ovules sont portés par les parois même de l'ovaire (placentation pariétale) on est amené à penser que l'on a plutôt deux feuilles carpellaires ouvertes accolées par leurs bords, et que la cloison n'a aucun rapport avec ces feuilles; mais lors de la déhiscence, les ovules ne suivent pas les deux valves quand ces dernières se séparent de la cloison; ils restent appendus au cadre qui constitue les bords de celle-ci: il est difficile, on le voit d'adopter l'idée de deux feuilles carpellaires ouvertes.

Enfin, que l'on admette, malgré les objections précédentes soit deux feuilles carpellaires fermées, soit deux feuilles carpellaires ouvertes, dans l'un et l'autre cas ces feuilles sont situées à droite et à gauche de la cloison; or les stygmates sont dans le prolongement de cette dernière, ils alternent donc avec les feuilles carpellaires, ce qui est en contradiction avec les faits existant ordinairement comme nous l'avons dit au début.

HISTORIQUE ET MÉTHODE ADOPTÉE.

On comprend que, grâce à ces singularités, les théoriciens aient vu dans le gynécée des Crucifères un vaste champ à exploiter; aussi les hypothèses émises ont-elles été nombreuses. Parmi ces hypothèses, il en est qui reposent sur de simples vues de l'esprit: nous n'en parlerons pas, regrettant que la littérature scientifique soit trop souvent encombrée de pareilles théories. Mais il en est d'autres qui reposent sur des faits précis fournis par l'anatomie, par la tératologie, par l'organogénie et par la phyllogénie; ces théories sont vraiment scientifiques et nous allons essayer d'en donner un aperçu succinct, en nous occupant surtout des hypothèses actuellement à l'ordre du jour, nous voulons parler de celles de CELAKOSKY, de KLEIN, de LIGNIER et de CHODAT et LENDNER.

1^o *Théories admettant deux feuilles carpellaires ouvertes.*

— Si l'on en croit SCHLEIDEN (1), PAYER (2), EICHLER (3) et la majorité des botanistes actuels, les deux feuilles carpellaires des Crucifères seraient ouvertes, et la cloison devrait être considérée comme une fausse cloison, comme une expansion des placentas pariétaux, comme un *dissepimentum spurium* pour employer l'expression de LINDLEY. Les savants dont les recherches ont le plus contribué en ces derniers temps à consolider cette interprétation sont CELAKOSKY et LIGNIER.

CELAKOSKY, poursuivi par l'idée que la fleur des Crucifères est formée d'une succession de verticilles dimères, n'admet l'existence de quatre feuilles carpellaires que pour les ancêtres des Crucifères et pour les genres actuels, à quatre loges, *Tetrapoma* et *Holarigidium* : « Die jetzigen Cruciferen (ausser *Tetrapoma* und *Holarigidium* haben normal nur 2 Carpiden, so wie sie nur 2 Staubgefässe im äusseren Kreise haben, die Vierzahl ist in beiden Kreisen nur für deren Vorfahren, für den Urtypus anzunehmen, wovon jedoch die medianen Gheder beim Übergang in Dimerie spurlos verschwunden sind » (4).

Pour cet éminent botaniste, les recherches anatomiques sont incapables de fournir la solution d'un problème morphologique. « Dies alles lehrt wieder, dass auf die anatomische Methode in morphologischen Fragen kein rechter Verlass ist » (5); d'autre part les investigations organogéniques ne lui inspirent pas une confiance plus grande. « Dasselbe gilt auch von der Entwicklungsgeschichte, auf welche wieder von Anderen blindlings Trugschlüsse gebaut werden » (6); aussi préfère-t-il se servir des indications fournies par les fleurs virecentes. Il a étudié, d'une façon particulière, de pareilles fleurs, dans plusieurs Crucifères appartenant aux

(1) SCHLEIDEN. Grunzüge der Botanik, 4^{me} édition, p. 499.

(2) PAYER. Traité d'organogénie comparée de la fleur, 1857, p. 211.

(3) EICHLER. Bluthendiagram.

(4) CELAKOSKY. — Das Reductionsgesetz der Blüten, das Dedoublement und die Obdiplotemonie. — *Sitzungsberichte der Königl. böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften Mathematisch. Naturwissenschaftliche Classe*, 1894, p. 85.

(5) CELAKOSKY. — Das Reductionsgesetz der Blüten, das Dedoublement und die Obdiplotemonie. — *Sitzungsberichte der Königl. böhmischen Gesellschaft der Wissenschaften Mathematisch. Naturwissenschaftliche Classe*, 1894, p. 85.

(6) *Loc. cit.*, p. 85.

genres *Hesperis* et *Alliaria*, et les a comparées aux fleurs normales. Il y a vu que c'est la cloison qui disparaît tout d'abord dans l'ovaire quand la fleur devient virescente; si le degré de virescence augmente, les parois même de l'ovaire se séparent en deux feuilles portant les ovules, ou ce qui les représente, sur leurs bords. Comme, dans ce dernier cas il ne constate pas traces de deux autres carpelles, il en conclut que « l'ovaire normal, n'a que deux carpelles, que les placentas sont formés par les bords fondus de ces carpelles, et que les cloisons sont simplement des excroissances du voisinage des bords foliaires qui se forment pendant la métamorphose carpellaire » (1). Ce dernier fait expliquerait pourquoi « on ne trouve aucune trace de cloison dans les anomalies de virescence » (2).

Les deux feuilles carpellaires qui constitueraient l'ovaire des Crucifères, sont donc, pour CELAKOSKY représentées chacune par une des valves de la silique.

Si LIGNIER admet comme l'auteur précédent deux feuilles carpellaires au gynécée des Crucifères, il ne leur assigne, cependant, ni la même constitution ni la même place. D'après lui, les deux feuilles carpellaires ont pour nervure médiane les deux placentas, et elles se soudent l'une à l'autre, par leurs bords, au milieu des valves; chaque région valvaire est par suite formée de deux demi-feuilles carpellaires appartenant à deux carpelles différents, et non d'une seule feuille carpellaire entière. Il considère en effet chacun des deux carpelles comme « composé de trois lobes connés dans leur longueur et dont le médian seul est fertile (bourrelet placentaire) » (3).

J'ai bien peur que ce savant botaniste ne se soit laissé guider, comme CELAKOSKY, par une idée préconçue et qu'il n'ait poussé à l'extrême les conséquences de son ingénieuse conception du mériphyte foliaire à trois faisceaux longitudinaux, quand il admet que l'insertion libéro ligneuse du mériphyte carpellaire des crucifères est de 180° , et lorsqu'il en déduit l'existence de deux feuilles carpellaires opposées lesquelles sont connées parce qu'elles ont

(1) *Loc. cit.*, p. 84.

(2) *Loc. cit.*, p. 84.

(3) LIGNIER. La fleur des Crucifères comparée à celle des Fumariacées. *A. F. A. S. Congrès de Carthage* 1896. Tome II, p. 405.

chacune comme base d'insertion une demi circonférence. Il faut néanmoins reconnaître que la théorie de LIGNIER explique très naturellement la superposition des stygmates aux placentas, ce que ne fait pas l'hypothèse de CELAKOSKY.

2^e *Théorie admettant deux feuilles carpellaires fermées.*

— Si l'on en croit DE CANDOLLE (1) les deux feuilles carpellaires seraient fermées et la cloison serait la partie repliée de ces carpelles, partie réduite à l'épicarpe de chacun d'eux. Il admet en effet, que chaque feuille carpellaire en se refermant sur elle-même pour former l'ovaire, à deux loges, a développé d'une manière très inégale les trois parties qui la constitue. Tandis que l'endocarpe et le mésocarpe se sont arrêtées dans leur développement au point même où le repliement s'est fait, l'épicarpe continue à se développer, forme une lame cellulaire qui se dirige vers le centre de l'ovaire où elle rejoint la lame venue de l'autre bord du même carpelle ; il en résulte une cloison simple laquelle s'adosse à la cloison simple formée par le second carpelle et se soude avec elle.

Cette théorie semble expliquer pourquoi la cloison est constituée par deux épaisseurs de cellules souvent séparées l'une de l'autre par un vide assez considérable, et pourquoi l'on rencontre parfois des stomates sur cette cloison. Mais TRÉCUL (2) en montrant qu'entre ces deux lames cellulaires, il existe au début un tissu plus ou moins lâche et que c'est par destruction de ce tissu qu'elles deviennent libres, fournit une objection assez grave à la théorie de DE CANDOLLE ; celle-ci est encore ébranlée par la découverte faite par BERNARDHI (3) et surtout par FOURNIER (4) de nervures dans certaines cloisons. Ce dernier savant, à la suite de ses belles recherches histologiques sur la cloison des Crucifères eut l'idée de la considérer comme formée par deux carpelles adossés ; aussi allons-nous consacrer quelques lignes à ses travaux. Il fut frappé de la présence fréquente

(1) DE CANDOLLE. Mémoire sur les Crucifères, p. 22.

(2) TRÉCUL. Observation sur les fruits de *Prismatocarpus speculum* et *hibridus* et sur celui des Crucifères. *An. Sc. Nat. Bot.* 2^{me} série, t. XX, 1843, p. 343.

(3) BERNARDHI. Métamorphoses des plantes. *An. Sc. Nat. Bot.* 2^{me} série, t. XX, 1843, p. 136.

(4) FOURNIER. Monographie du genre *Farsetia*. *B. S. B. Fr.*, t. XI, 1864, pp. 51 à 63. — Sur les caractères histologiques du fruit des Crucifères. *B. S. B. Fr.*, t. II, 1864, pp. 237-246 et 288-293.

dans la cloison, de nervures constituées le plus souvent par des fibres allongées, mais possédant parfois un vaisseau entouré de fibres libériennes. Il poursuit alors des recherches sur le développement de cette fausse cloison ; elles le confirmèrent dans l'idée que lui avait suggéré la structure compliquée de celle-ci et il n'hésita plus alors à lancer l'hypothèse de la nature bicarpellaire de la cloison des Crucifères. La présence, au centre même de certaines cloisons, d'une nervure longitudinale (*Farsetia*, p.p. dits, *Sisymbrium* de la section *Sophia*) possédant parfois du bois entouré de liber (*Hugueninia tanacetifolia*) ne l'arrête pas, et il cite l'exemple du fruit des Umbellifères pour montrer que ce faisceau médian ne gêne en rien sa théorie de l'adossement au centre de deux feuilles carpellaires. « L'existence, dit-il, d'un faisceau fibreux ou fibro-vasculaire unique au centre de la cloison, n'empêcherait pas d'admettre que cet organe se compose de deux feuilles carpellaires adossées. En effet, dans les Umbellifères, il existe souvent une columelle indivis, et la division de cet organe dans certains genres de la famille prouve qu'il est morphologiquement formé de deux moitiés distinctes appartenant chacune à l'un des deux méricarpes, soit à l'une des deux feuilles carpellaires » (1). FOURNIER est tellement convaincu de l'exactitude de sa théorie que dans la séance de la Société botanique de France où il exposait celle-ci, DUCHARTRE prétendant que les fibres allongées du centre de la cloison étaient des fibres ligneuses et non pas des fibres libériennes (et cela principalement à cause de leur situation), il riposte : « Si ces fibres, placées dans la cloison, sont au centre de la tige, elles n'en représentent pas moins la partie corticale du fruit, si l'on regarde la cloison comme formée par l'adossement de deux carpelles » (2).

Certes, les arguments invoqués par FOURNIER n'étaient pas convaincants ; aussi les botanistes de son époque ne tinrent-ils aucun compte de sa théorie ; nous avons voulu néanmoins en dire quelques mots pour bien montrer que l'idée de l'origine bicarpellaire de la cloison, idée que nous espérons pouvoir déduire de nos recherches anatomiques et tératologiques n'est pas aussi révolutionnaire qu'on pourrait le croire ; dès 1864 elle était à l'ordre du jour et à cette

(1) Loc. cit., p. 291.

(2) Loc. cit., p. 294.

époque on rompait des lances pour et contre, dans les séances de la Société botanique de France.

3^e *Théorie admettant quatre feuilles carpellaires ouvertes.*

— HANSTEIN, LINDLEY et HUNTH, etc., ont depuis longtemps admis que le gynécée des Crucifères actuelles est constitué par quatre feuilles carpellaires ouvertes dont deux constituent les valves et deux les placentas. HANSTEIN, en particulier s'appuyait sur l'organogénie, comme PAYER, et cependant il arrivait à des conclusions tout opposées à celle du botaniste Français. La cause en est à ce que ce dernier attachait surtout une grande importance au nombre des mamelons carpellaires qui apparaissent (il s'en forme deux correspondant aux valves), tandis qu'HANSTEIN attribuait beaucoup plus de valeur au nombre et aux dimensions des nervures qui naissent du réceptacle (il s'en forme deux petites allant dans les valves et deux grandes allant dans les placentas).

La théorie tétracarpellaire des Crucifères possède actuellement pour champion : d'un côté KLEIN et MARTEL, de l'autre CHODAT et LENDNER. C'est par l'anatomie et plus particulièrement par l'étude de la marche des faisceaux que ces savants, dépourvus des préventions de CELAKOSKY, ont essayé de résoudre la question. Leurs conclusions diffèrent sur deux points principaux. Tandis que KLEIN (1) admet que la cloison est une formation des carpelles placentaires, et que MARTEL (2) en cherche l'origine dans les lobes latéraux des carpelles valvaires, CHODAT et LENDNER la considèrent « comme une production axiale différemment découpée suivant le nombre des carpelles qui s'en détachent » (3). De plus, tous sont d'accord pour reconnaître que des quatre carpelles, deux seulement sont fertiles, mais si nous en croyons CHODAT et LENDNER, KLEIN considérerait les deux carpelles valves comme fertiles et les carpelles placentaires comme stériles tandis que pour eux ce serait l'inverse ; les deux carpelles placentaires seraient fertiles et les deux carpelles valves stériles.

(1) KLEIN. Der Bau der Cruciferenblüthe auf anatomischer Grundlage. — *Berichte der deutschen botan. Gesellsch.* Band XII, 1895.

(2) Ed. MARTEL. Note sur le diagramme floral des Crucifères et des Fumariacées. *Journal de Botanique*, t. XII, 1898, p. 30 et 31.

(3) CHODAT et LENDNER. Remarques sur le diagramme des Crucifères. Université de Genève. Laboratoire de botanique, 4^e série, 6^{me} fascicule.

De ces deux théories, celle de CHODAT et LENDNER paraît, scientifiquement reposer sur les bases les plus solides. Tout d'abord leurs recherches anatomiques sont plus rigoureuses que celles de KLEIN; en outre dans leur hypothèse les deux stigmates sont superposés aux carpelles fertiles, ce qui semble naturel, tandis que dans celle de KLEIN il sont superposés aux deux carpelles stériles.

En résumé on voit que, actuellement, quatre théories sont en présence pour expliquer la silique des Crucifères :

A. — *Il y a deux carpelles.*

1° Ces deux carpelles sont les valves (CELAKOSKY);

2° Ces deux carpelles sont les bourrelets placentaires fertiles et les deux demi-valves de droite et de gauche (LIGNIER).

B. — *Il y a quatre carpelles mais deux seulement sont fertiles.*

3° Les deux carpelles fertiles sont les valves et les deux stériles sont les placentas. La cloison est une production des carpelles placentaires (KLEIN) (1).

4° Les deux carpelles fertiles sont les placentas et les deux stériles sont les valves. La cloison est une production axiale (CHODAT et LENDNER).

Ce grand nombre de théories proposées sans qu'aucune n'ait réussi à éclipser les autres ne prouve pas précisément que le problème du gynécée des Crucifères soit définitivement résolu. C'est ce qui nous a engagé à entreprendre de nouvelles recherches.

Méthode adoptée. — L'anatomie, quoi qu'en dise CELAKOSKY est un bon procédé d'investigation, à la condition que l'interprétation des faits révélés par elle serre de très près ceux-ci. Aussi nous commencerons par étudier l'anatomie microscopique du gynécée des Crucifères, en nous attachant particulièrement au nombre, à l'importance et à la marche des faisceaux.

Les hésitations, les contradictions, entre les divers auteurs, viennent certainement de ce que presque toutes les Crucifères ne présentent pas des caractères suffisamment nets dans leur gynécée

(1) La théorie de MARTEL diffère de celle de KLEIN surtout parce que la cloison provient des carpelles valves.

pour permettre de se prononcer. Nous devons donc tout d'abord faire un choix et nous adresser à l'espèce qui semblera présenter ces caractères de la façon la plus nette.

Mais, dans les fleurs, il peut exister deux sortes de caractères : les uns primitifs, foliaires ; les autres secondaires, acquis lors de la métamorphose florale. Les caractères primitifs, foliaires, seuls, pourront nous éclairer sur le nombre et la disposition des feuilles carpellaires du gynécée. Il sera donc bon de vérifier si les caractères qui nous auront paru devoir éclairer la question ont été apportés par la feuille. A cet effet nous nous adresserons à des types virescents, car ces fleurs, dans leur retour partiel à l'état de bourgeon foliaire, ont chance de perdre les caractères acquis lors de la métamorphose florale, et de conserver les caractères réellement foliaires. En un mot, les recherches anatomiques sur un gynécée normal, seront suivies de recherches identiques faites sur des fleurs virescentes appartenant à la même espèce. Nous pourrons ensuite tirer des conclusions fermes en ce qui concerne la nature du gynécée de l'espèce en question.

Alors arrivera le moment critique, celui de la généralisation à toute la famille des déductions que nous viendrons de faire au sujet d'une seule espèce. A cet effet il nous faudra rechercher s'il n'est pas possible de relever dans les autres Crucifères les caractères que nous aurons appris à connaître, sinon aussi accentués que dans l'espèce étudiée, tout au moins à l'état de traces. Ces traces seront ou suffisamment nettes pour conclure et généraliser, ou douteuses. Si ce dernier cas se présente, nous nous adresserons à certaines anomalies qui peut-être feront réapparaître les caractères n'existant pour ainsi dire qu'à l'état latent et nous serons alors en droit de généraliser notre théorie en l'étendant à toutes les Crucifères.

En un mot, nous espérons, en remplissant le programme précédent récolter un nombre suffisant de données, nous permettant de nous prononcer sur la question du gynécée des crucifères.



GYNÉCÉE D'UNE FLEUR NORMALE DE COLZA.

De toutes les Crucifères que nous avons examinées, ce sont les espèces des genres *Brassica* et *Sinapis* qui nous ont fourni les résultats les plus nets; parmi ces espèces la Moutarde noire, la Moutarde blanche et le Colza constituent des sujets très propres à ces recherches; nous prendrons comme exemple le Colza parce que ce sont les fleurs virescentes de cette espèce que nous étudierons plus tard.

Si l'on examine attentivement une silique de *Colza* (fig. 1), on voit



FIG. 1. — Silique mûre de *Colza*. Gr. linéaire 1/1.

que sa surface présente quatre nervures longitudinales, dont deux très petites et deux très grosses, alternes. Ces deux dernières nervures correspondent aux placentas; elles s'élargissent fortement aux deux extrémités de l'ovaire; la portion élargie du sommet de l'ovaire se prolonge dans le style qu'elle semble constituer. Quant aux deux premières nervures elles correspondent au dos des valves et ne paraissent pas se continuer dans le style; elles tombent en effet avec les valves, lors de la déhiscence sans rien emporter du style qui reste attaché aux deux nervures placentaires. A droite et à gauche des nervures placentaires, la surface de la nervure s'infléchit; il en résulte quatre sillons longitudinaux divisant la surface de l'ovaire en quatre régions bien distinctes.

Une coupe transversale faite au milieu de cette silique montre (fig. 5) une paroi ovarienne limitant une cavité divisée en deux par une cloison.

Cette cloison réunit les deux grandes nervures placentaires; réduite à deux couches de cellules dans la plus grande partie de sa largeur, elle s'épaissit un peu avant d'atteindre la paroi, et (fait extrêmement important) contient dans cette portion épaissie un faisceau très gros à liber dirigé vers le centre de l'ovaire et à bois

tourné vers l'extérieur ; quant aux cellules qui tapissent la cloison elles sont beaucoup plus petites et moins aplaties que les cellules qui recouvrent la face interne de la paroi.

La paroi ovarienne présente quatre faisceaux principaux, normaux, c'est-à-dire à bois interne et à liber externe ; ils sont de deux grandeurs différentes ; les deux plus petits correspondent aux nervures dorsales des valves et les deux plus gros aux nervures placentaires. Ces deux derniers faisceaux sont situés à la face externe des faisceaux anormaux renversés de la cloison ; ils sont accompagnés chacun de deux petits faisceaux annexes, très peu importants, situés l'un à droite l'autre à gauche, dans la paroi ovarienne même. Des cellules bien différentes des cellules voisines, traversent la paroi ovarienne, à droite et à gauche de la nervure placentaire ; elles semblent réunir l'épiderme des loges à l'épiderme du fond des quatre sillons de la surface.

En un mot la simple inspection de cette coupe semble montrer que la paroi ovarienne est formée de quatre parties distinctes, accolées par leurs bords et possédant un faisceau dans leur région médiane. L'idée de quatre carpelles ouverts vient naturellement à l'esprit. Mais l'existence, à la face interne des gros faisceaux normaux placentaires, de deux faisceaux renversés à liber interne et à bois externe et aussi gros que les premiers vient compliquer la question, surtout si nous ajoutons que les ovules rattachent leur système libéro-ligneux exclusivement à celui de ces faisceaux renversés.

Que signifient ces deux faisceaux dont les dimensions sont beaucoup plus fortes que celles des faisceaux du milieu des valves ? N'appartiendraient-ils pas à la nervure médiane de deux feuilles carpellaires fertiles constituant les cloisons ? tandis que les quatre faisceaux normaux principaux de la paroi appartiendraient aux nervures médianes de quatre feuilles carpellaires stériles constituant la paroi ovarienne. Nous ne pourrions avoir une idée exacte de la signification des uns et des autres faisceaux qu'en suivant leur marche depuis le moment où ils quittent le cercle libéro-ligneux de la tige jusqu'à celui où ils passent dans le style et les stygmates.

A cet effet pratiquons des coupes en séries, perpendiculaires à l'axe, dans une jeune silique de Colza entourée encore par le calice, la corolle, et l'androcée, et examinons-les.

Fig. 2. — Immédiatement au-dessus du point où les étamines se détachent du pédicelle de la fleur, on voit huit faisceaux libéro-ligneux normaux disposés en cercle autour d'une masse centrale de parenchyme.

Fig. 3. — Un peu plus haut, deux faisceaux situés aux extrémités d'un même diamètre et alternant avec les étamines dédoublées, abandonnent le cercle, et viennent se ranger à la périphérie. En même temps deux fentes perpendiculaires au diamètre apparaissent entre ces deux faisceaux et le reste du cercle.

Fig. 4. — Les fentes se sont élargies ; les cellules qui les bordent se différencient en deux épidermes : celui qui tapisse la face externe de la fente est à cellules beaucoup plus grandes et plus plates que celui qui recouvre la face interne. Ce dernier pénètre en encoche dans le tissu du centre de l'ovaire ; il en résulte la formation de deux lobes concrescents au centre de cet ovaire et contenant dans leur région externe les six faisceaux qui restaient dans le cercle ; ces faisceaux sont disposés en deux groupes de trois, chaque lobe contenant un groupe. Les deux faisceaux latéraux de l'un et l'autre groupe sont appliqués contre les bords des valves ; ils sont très réduits. Quant au faisceau central, beaucoup plus gros, il est logé comme les deux précédents dans la paroi ovarienne même ; mais, chose remarquable, il est flanqué à sa face interne d'un nouveau faisceau à éléments orientés en sens inverse, c'est-à-dire à bois externe et à libér interne. Nous assistons donc ici à la naissance de ces deux faisceaux si particuliers.

Fig. 5. — L'étranglement médian des lobes augmente considérablement, si bien que ceux-ci deviennent presque indépendants. Ils contiennent dans leur région périphérique le faisceau anormal devenu très gros.

Fig. 6. — Les deux lobes diminuent d'épaisseur du centre à la périphérie ; il en résulte une cloison réduite à ses deux épidermes presque dans toute sa largeur ; seule la région périphérique, celle qui contient les faisceaux renversés demeure épaisse. Quant aux deux gros faisceaux normaux situés à la face externe des faisceaux renversés et à ces derniers, ils conservent leurs dimensions, tandis que les six autres faisceaux des parois ovariennes diminuent beaucoup.

Les ovules apparaissent et raccordent leur système libéro-ligneux uniquement à celui des faisceaux renversés.

Cette coupe faite à la base du fruit, se retrouve identique à elle-même, à peu de choses près, jusqu'aux environs du sommet de la jeune silique.



FIG. 2

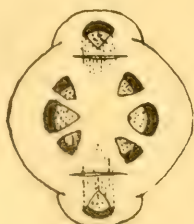


FIG. 3

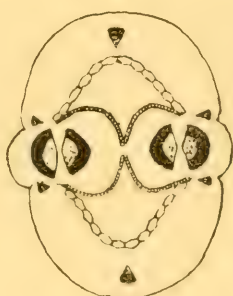


FIG. 4

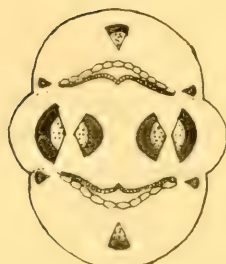


FIG. 5

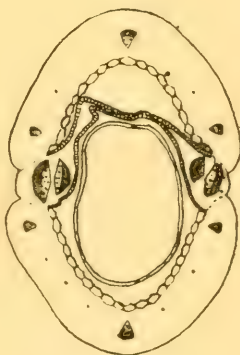


FIG. 6

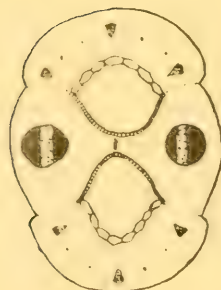


FIG. 7



FIG. 8

FIG. 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8. — Sections transversales d'une silique jeune de *Colza*, faites à différentes hauteurs. Gr. linéaire 12/1.

Fig. 7. — A la naissance du style la cloison s'épaissit de nouveau et on voit apparaître en son centre le tissu conducteur que nous

avons représenté par quelques hachures. Les faisceaux renversés perdent leur bois ; leur liber vient s'appliquer contre la face interne des faisceaux normaux extérieurs, transformant ceux-ci momentanément en deux faisceaux bicolatéraux. Les autres faisceaux de la paroi qui s'étaient ramifiés et étaient devenus de plus en plus petits diminuent en nombre.

Fig. 8. — Au milieu du style, les loges ont complètement disparu ainsi que les faisceaux anormaux dont le liber a persisté un certain temps après la disparition de ces loges. Nous avons huit faisceaux, comme à la base de l'ovaire, mais deux seulement, les faisceaux normaux superposés à la cloison sont très développés ; ils grandissent de plus en plus, tandis que les six autres disparaissent en se fusionnant avec eux ; aussi, à la partie supérieure du style, n'a-t-on plus que deux faisceaux superposés aux placentas et qui se continuent dans les deux stygmates.

De tous les faits que nous venons de signaler, il semble bien résulter que :

1^o La fausse cloison du Colza est formée de deux feuilles carpellaires fertiles adossées au centre de l'ovaire et dont la face ventrale regarde l'extérieur.

2^o La paroi ovarienne comprend quatre feuilles carpellaires stériles formant deux verticilles dimères : le verticille externe constitue les valves et le verticille interne forme les deux régions placentaires.

3^o Ce sont ces deux derniers carpelles stériles qui constituent le style.

4^o Les deux feuilles carpellaires de la cloison sont concrescentes avec les deux feuilles carpellaires du verticille interne ; la fusion a lieu par les faces ventrales des deux parties concrescentes.

GYNÉCÉE DE QUELQUES FLEURS VIRESCENTES DE COLZA.

Mais avant d'émettre d'une façon définitive une théorie si éloignée de toutes les théories admises jusqu'ici, nous devons voir si les fleurs virescents de Colza présentent les mêmes particularités

anatomiques que les fleurs normales. Il se peut en effet que les deux faisceaux anormaux renversés de la périphérie de la cloison aient pris naissance lors de la métamorphose florale pour innerver les ovules, et qu'ils disparaissent quand les ovules n'existent plus, parce qu'ils n'ont plus alors de raison d'être.

Nous avons eu justement la chance cette année, de rencontrer un certain nombre de fleurs virescentes parmi les *Colza* que nous cultivions en grande quantité en vue des recherches physiologiques que nous poursuivons depuis plusieurs années sur la formation et l'utilisation des réserves oléagineuses des graines.

Nous avons représenté dans la fig. 9 une grappe de pareilles fleurs; la fig. 10 montre les détails d'une fleur virescente isolée. On y voit que les sépales sont épais et acrescents; ils restent verts en effet tant que le pistil continue à se développer et ne tombent que quand ce dernier se détruit. Les pétales verts et acrescents comme les sépales sont plus petits que ces derniers, tandis que dans la fleur normale ils sont jaunes et plus grands que les sépales. Les étamines restent petites et presque dépourvues de filet.



FIG. 9. — Grappe de fleurs virescentes de *Colza*.
Gr. linéaire 1/1.

L'anthèse de ces fleurs virescentes est très curieuse. Dans le bouton floral prêt à s'ouvrir, le pistil déjà très grand présente sa moitié supérieure repliée sur sa moitié inférieure et c'est le redressement de cette moitié supérieure qui force les sépales appliqués fortement les uns contre les autres à s'écarter.

Il suffit de comparer la fig. 10 à la fig. 1 qui représente une silique mûre de Colza normal, pour juger des différences extérieures. Ajoutons que, la silique normale, mûre, devient jaune et s'ouvre en deux valves, tandis que la silique virescente ne s'ouvre jamais; elle reste verte jusqu'au moment où elle se détruit par ramollissement des parois ovariennes.

Une coupe transversale pratiquée au milieu de ce fruit (fig. 11)



FIG. 10

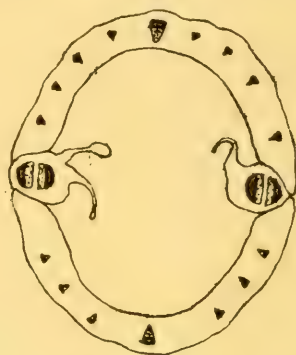


FIG. 11

FIG. 10. — Fleur virescente de *Colza*. Gr. linéaire 1/1.

FIG. 11. — Section transversale de la silique de la fleur virescente. Gr. linéaire 6/1.

montre une analogie complète avec la section transversale du milieu de la silique jeune normale: même division de la paroi ovarienne en quatre régions dont deux correspondent aux valves et deux aux régions placentaires de la silique normale; même présence dans chaque partie valvaire d'un faisceau médian assez gros, et d'un grand nombre de petits faisceaux; même présence dans chaque partie placentaire d'un faisceau normal beaucoup plus développé que celui du milieu des valves. Il n'existe pas, il est vrai, dans notre coupe de fruit virescent une cloison divisant la cavité en deux loges; mais on constate des vestiges de cette cloison formant un bourrelet à la face interne de chaque région placentaire;

de plus, fait de la plus haute importance, dans ce bourrelet, on retrouve le *gros faisceau renversé à liber interne et à bois externe* des siliques normales. Or ici, il n'y a pas d'ovules, quelques languettes courtes, insignifiantes, flottent à leur place dans la cavité ovarienne et encore sont-elles très peu nombreuses. Quoiqu'il en soit le faisceau renversé n'existe donc pas seulement lorsqu'il y a un nombre considérable de graines à nourrir. C'est donc bien un caractère apporté par la feuille et il mérite toute l'importance que nous lui avons attribuée tout à l'heure.

Si l'on examine maintenant une série de coupes faites dans toute la longueur de l'ovaire qui nous occupe, on observe le même nombre et la même marche des faisceaux que dans une silique normale; même formation de deux loges et d'une cloison, mais celle-ci ne tarde pas à se déchirer par suite de l'accroissement excessif des parois de l'ovaire; cet accroissement a en effet pour résultat de distendre la cloison laquelle formée au centre par un tissu mort, se déchire. Cette déchirure ne se produit pas toujours, et il en résulte une déformation des plus intéressantes représentée fig. 12. On croirait bien plutôt avoir affaire dans ce cas à un petit fruit de piment dont les lobes seraient exagérés, qu'à une silique de Crucifère.



FIG. 12

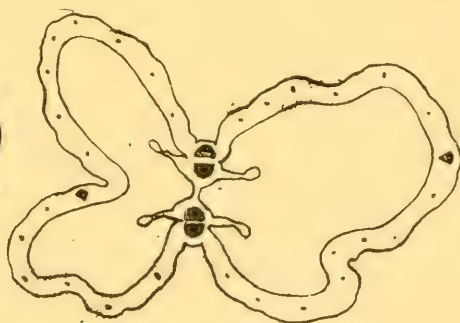


FIG. 13



FIG. 14

FIG. 12. — Seconde fleur virescente de *Colza*. Gr. linéaire 2/1.

FIG. 13. — Section transversale du fruit de la seconde fleur virescente, faite à mi-hauteur. Gr. linéaire 6/1.

FIG. 14. — Section transversale faite à la base du fruit.

Nous avons dessiné fig. 13, une coupe transversale du milieu d'un pareil fruit. Le simple rapprochement de cette figure avec la

fig. 10 fera suffisamment comprendre le mode de formation de cette anomalie ; aussi n'insisterons-nous pas davantage. Qu'il nous suffise de dire que dans ce fruit comme dans le précédent, les ovules sont remplacées par des languettes foliacées, ce qui n'empêche pas là encore les faisceaux renversés de la cloison d'exister ; de même encore que dans le fruit précédent, les parois ovariennes se divisent nettement en quatre régions correspondant aux quatre régions des siliques normales et possédant les mêmes faisceaux.

La fig. 14 représente une coupe de la base du même ovaire ; elle montre nettement que l'origine de la cloison et des loges, ainsi que la marche des faisceaux sont les mêmes dans ce fruit curieux et dans la silique normale ; le lecteur n'aura qu'à comparer cette figure à la fig. 4 pour distinguer de suite les légères différences occasionnées par le développement exagéré des parois.

Avant d'abandonner ces fleurs virescentes, jetons un dernier regard sur la fig. 11. Nous remarquerons, entre les carpelles placentaires stériles de la paroi et les carpelles valves, une ligne noire. Cette ligne représente une couche de cellules beaucoup plus différenciées encore des cellules voisines que les correspondantes du Colza normal, bien que le fruit soit indéhiscant et se détruit en tombant en deliquium. Ces cellules fixent fortement le vert d'iode alors que les cellules voisines ne se colorent pas ; elles paraissent indiquer la surface de séparation des carpelles valves et des carpelles placentaires. Le même examen nous montrera qu'un des carpelles placentaires est complètement recouvert par les deux carpelles valves, ceux-ci se recourbent même un peu au-dessus de lui ; or, dans les coupes faites à la base de l'ovaire, là où la cloison est complète, ce carpelle placentaire constituait, comme son congénère, une partie importante de la surface de l'ovaire. Il y a donc atrophie progressive des carpelles placentaires, au fur et à mesure que l'on s'élève vers le haut de l'ovaire. Cela nous amène à penser que dans les fleurs virescentes où les auteurs ont signalé le remplacement de l'ovaire par deux feuilles carpellaires libres, ouvertes, situées à la place des carpelles valves, des coupes en série révéleraient à la base de l'ovaire l'existence des deux carpelles placentaires, alternant avec les deux carpelles valves, et formant avec eux une paroi continue. Cette dernière se

disloquerait rapidement en deux feuilles libres par suite de l'avortement rapide des deux carpelles placentaires grâce auxquels les carpelles valves étaient réunis. Aussi regrettons-nous vivement de n'avoir pu étudier de pareils fruits, étant donné surtout qu'ils ont servi très souvent d'argument en faveur de la théorie bicarpellaire valvaire du gynécée des Crucifères.

Quoi qu'il en soit, l'étude des fleurs virescentes est venue confirmer les idées que nous avait suggérées l'étude des siliques normales du colza ; nous pouvons maintenant affirmer la théorie que tout à l'heure nous émettions timidement.

Le gynécée du Colza est formé de six feuilles carpellaires, dont deux fertiles constituent la cloison, et quatre stériles placées sur deux verticilles forment la paroi ovarienne. Quant au style et au stigmate, ils ne sont autre chose que le sommet des deux feuilles carpellaires stériles de la région placentaire.

GYNÉCÉE DES FLEURS NORMALES DES AUTRES CRUCIFÈRES.

Nous devons maintenant, avons-nous dit au début, rechercher si les caractères si nets que nous avons rencontrés dans la silique du Colza peuvent se reconnaître dans les fruits des autres Crucifères.

Prenons comme exemple le fruit de *Sisymbrium columnae* JACQ. Une coupe transversale pratiquée dans la silique de cette espèce montre très nettement la division de la paroi ovarienne en quatre régions ; deux placentaires et deux valvaires ; chacune de ces régions possède en son milieu un gros faisceau normal qui ne laisse aucun doute sur la nature tétracarpellaire de la paroi entière ; mais en revanche on ne trouve plus, dans la cloison, le système libéro-ligneux renversé si caractéristique de la silique du Colza. Il y a bien, à droite et à gauche du ou des faisceaux normaux du carpelle placentaire un petit faisceau légèrement déjeté de côté, si bien que son liber est latéral et non pas externe ; de ces petits faisceaux partent bien comme du faisceau anormal du Colza le système libéro-ligneux des ovules, mais, malgré cela les différences sont telles entre eux et le gros faisceau renversé du Colza qu'il est impossible de faire le moindre rapprochement. Tout

naturellement on est amené à considérer, avec CHODAT et LENDNER, ces petits faisceaux comme appartenant aux nervures marginales fertiles des carpelles placentaires.

Beaucoup de Crucifères ont des siliques se rapprochant du type *Sisymbrium columnæ* JACQ.; cela ne laisse pas que de nous embarrasser.

De deux choses l'une : ou bien notre théorie n'est applicable qu'à un petit nombre de crucifères, ou bien toutes les plantes de cette famille ont la cloison formée de deux feuilles carpellaires, mais ces dernières ont subi chez la plupart des Crucifères une réduction telle qu'à l'état normal on ne retrouve plus leur système libéro-ligneux renversé caractéristique qu'à l'état de trace peu convaincantes. Si cette seconde hypothèse est exacte, il suffira que, pour une raison ou pour une autre, la cloison de ces Crucifères s'hypertrophie pour qu'en elle reparaisse de suite le système libéro-ligneux renversé.

Nous sommes ainsi amené à étudier la structure microscopique d'un ovaire à cloison hypertrophiée et pour cela nous n'avons qu'à faire des coupes dans les fruits monstrueux de cette espèce, que nous avons rencontrés en abondance, l'année dernière dans diverses stations des environs de Marseille.

GYNÉCÉE D'UNE FLEUR A CLOISON HYPERTROPHIÉE DE *SISYMBRIUM COLUMNÆ* JACQ.

Jetons un coup d'œil sur la fig. 15 pour nous rendre compte de la nature de cette monstruosité. On voit sur la même inflorescence des siliques normales et des fruits entièrement déformés. Les premières ne sont entourées à leur base d'aucun verticille floral, les sépales, les pétales et les étamines étant tombés de très bonne heure comme cela se produit chez toutes les Crucifères ; elles sont raides, longues de dix centimètres et n'ont guère plus de un millimètre d'épaisseur ; leur cloison papyracée est extrêmement mince (1/10 de millimètre environ). Les seconds sont entourés à leur base par le calice, la corolle et l'androcée acrescents ; les diverses pièces de ces trois verticilles sont vertes, étalées, beaucoup plus grandes et plus épaisses que les pièces correspondantes de la fleur ordinaire, comme on peut en juger d'ailleurs en examinant les fleurs

situées à l'extrémité de l'inflorescence. Ces fruits anormaux constituent une véritable colonne charnue, de même hauteur que les siliques normales mais dix fois plus grosses. Ils présentent une cloison, non pas mince et papyracée comme celle des siliques normales, mais très épaisse et charnue; à mi-hauteur du fruit l'épaisseur est encore, en effet, de plus de un quart de centimètre.



FIG. 15. — Inflorescence de *Sisymbrium columnae* JACQ. attaquée par *Cystopus candidus*. Gr. linéaire $\frac{3}{4}$.

Disons tout de suite, car c'est le fait principal, celui que nous cherchions, qu'une section intéressant ce fruit déformé au milieu de sa hauteur (fig. 16) montre, dans la région correspondant aux carpelles placentaires et à la cloison, une structure très voisine de la structure observée dans le Colza. Il y a en effet deux systèmes libéro-ligneux l'un normal à bois interne et à liber externe, l'autre renversé à bois externe et à liber interne. Comme dans le Colza le système renversé est appliqué contre la face interne du système normal. La seule différence entre notre fruit déformé et la silique du Colza consiste en ce que chacun des systèmes libéro-ligneux au lieu d'être formé d'un seul faisceau est constitué par plusieurs faisceaux (cinq, dans la coupe dessinée fig. 16). Cette abondance

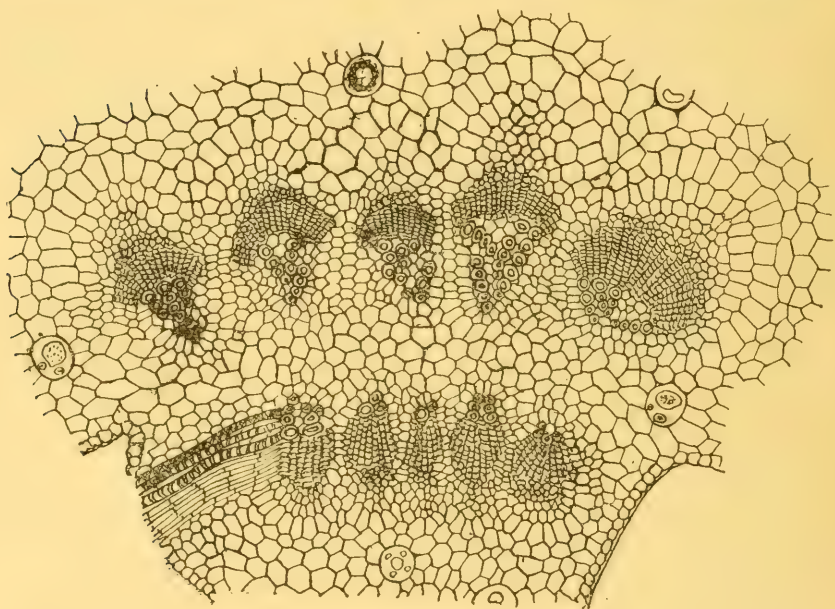


FIG. 16. — Section transversale faite dans la région placentaire du fruit entièrement déformé de *Sisymbrium columnae* JACQ.

de faisceaux ne nuit pas à notre théorie; elle la confirme plutôt, car elle montre que lorsque les carpelles placentaires et ceux de la cloison sont assez larges, au lieu d'être réduits à leur nervure médiane, ils présentent, comme les carpelles valvaires, un limbe assez développé possédant des nervures latérales.

Ainsi, la preuve la plus nette, la plus frappante de la nature bicarpellaire de la cloison, nous est fournie par les cloisons hypertrophiées des fruits déformés de *Sisymbrium columnae* JACQ.

Ces fruits vont encore nous montrer comment les cloisons de la plupart des Crucifères, pour lesquelles il semble difficile au premier abord d'admettre notre interprétation, dérivent du type si net et si caractéristique que nous venons d'étudier.

A côté des siliques entièrement déformées dont nous venons de parler, on trouve, sur la même inflorescence (fig. 15), des fruits dont la moitié inférieure présente la forme de ces siliques hypertrophiées tandis que la moitié supérieure est normale et grêle. Prati- quons, dans un pareil fruit deux sections transversales situées dans les régions suivantes : la première dans la partie anormale, mais

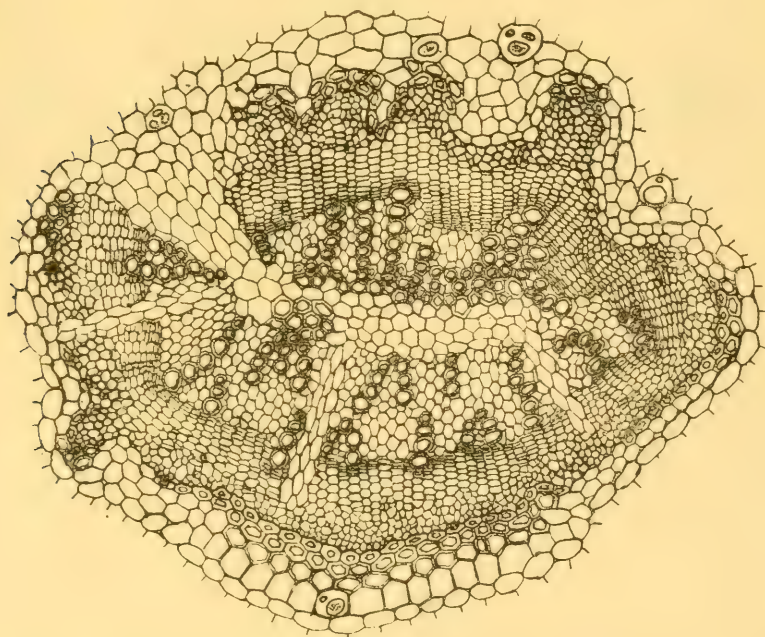


FIG. 17. — Section transversale faite dans la région placentaire du fruit à moitié déformé de *Sisymbrium columnae* JACQ. (région déformée).

au moment où le diamètre du fruit diminue déjà, c'est-à-dire au voisinage de la partie normale ; la seconde dans la partie normale, mais au moment où celle-ci augmente déjà son diamètre, c'est-à-

dire au voisinage de la partie anormale ; puis comparons la structure d'une même région périphérique de la cloison dans ces deux sections (fig. 17 et 18). Nous voyons que le nombre et les dimensions des faisceaux, tant du système libéro-ligneux normal (carpelle placentaire) que du système libéro-ligneux renversé (carpelle cloison) correspondant, diminuent en passant de la région hypertrophiée à la région normale. Mais, dans le système conducteur du carpelle placentaire, l'atrophie va de la périphérie vers la région médiane, si bien que le faisceau médian persiste et conserve ses

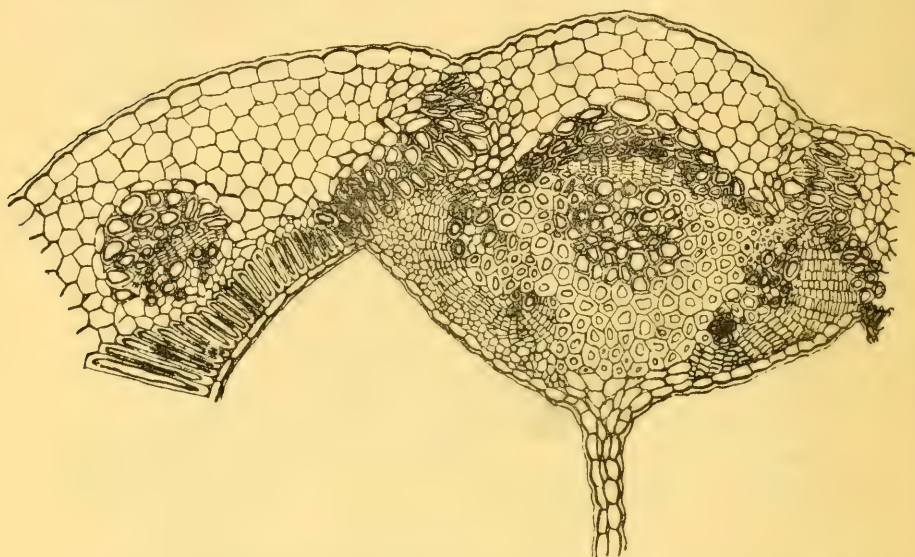


FIG. 18. — Section transversale faite dans la région placentaire du fruit à moitié déformé de *Sisymbrium columnae* Jacq. (région non déformée).

dimensions alors que des quatre faisceaux latéraux, deux disparaissent et deux autres deviennent plus petits ; au contraire dans le système renversé du carpelle correspondant de la cloison, l'atrophie va du centre à la périphérie ; le faisceau médian disparaît d'abord, puis vient le tour des faisceaux immédiatement adjacents ; c'est ainsi que dans la fig. 16 il ne reste plus que les deux faisceaux périphériques du système renversé, et encore, leurs dimensions sont-elles très réduites. Il nous paraît inutile d'insister davantage. Un simple examen des fig. 16, 17, 18 renseignera beaucoup mieux le lecteur que tout ce que nous pourrions dire.

En somme, grâce aux faits que nous a révélés l'étude des fruits monstrueux de *Sisymbrium columnae* JACQ. il nous est permis actuellement de généraliser, d'étendre à toutes les Crucifères la théorie que nous avons émise au sujet du Colza.

Toutes les Crucifères présentent un gynécée formé de six feuilles carpellaires dont quatre, constituant les parois sont stériles et disposées en deux verticilles, et deux, formant la cloison, sont fertiles. Le système libéro-ligneux des deux carpelles de la cloison, bien développé dans quelques espèces des genres *Brassica* et *Sinapis*, est, le plus souvent, extrêmement réduit; mais si grand que soit son degré de réduction, c'est toujours à lui que se raccorde le système conducteur des ovules.

Il reste encore un point obscur, dans notre théorie; c'est celui concernant les relations que présentent les carpelles fertiles de la cloison avec les carpelles stériles de la paroi.

La position de cette cloison reliant l'un à l'autre les deux carpelles placentaires, la place occupée par les deux systèmes libéro-ligneux renversés à la face interne du système libéro-ligneux normal des carpelles du verticille interne, indiquent que les deux carpelles de la cloison ont des rapports très étroits avec les deux carpelles placentaires. Quels sont ces rapports. Les coupes en série que nous avons faites dans l'ovaire du Colza ne peuvent pas nous renseigner à ce sujet, car, si elles indiquent que les systèmes libéro-ligneux renversés n'existent pas au moment de la dislocation de l'anneau libéro-ligneux de la tige, à la base de l'ovaire, aucune ne nous montre ces systèmes renversés prenant naissance aux dépens des systèmes normaux placés à leur face externe. Voyons si nous serons plus heureux avec les fruits hypertrophiés de *Sisymbrium columnae* JACQ. et à cet effet, examinons des sections transversales faites en série, à la base de l'ovaire.

Fig. 19. — Cette coupe, faite immédiatement au-dessus de l'insertion des étamines montre un certain nombre de faisceaux libéro-ligneux disposés en cercle.

Fig. 20. — Dès la base de l'ovaire, avant que les loges aient commencé à se former, on voit ces faisceaux se répartir en quatre groupes. Deux groupes opposés formés d'un grand nombre de faisceaux correspondent à ce qui sera, un peu plus haut, la face

dorsale des loges, tandis que les deux groupes alternes avec ceux-ci, formés seulement de trois faisceaux correspondent à ce qui sera le replum. De plus, les faisceaux latéraux de ces deux derniers groupes restent en retard sur le faisceau médian dans leur migration vers l'extérieur; en même temps, ils perdent peu à peu le bois qui est à leur partie interne, tandis que la face externe de leur liber se couvre de vaisseaux et d'autres éléments ligneux.



FIG. 19



FIG. 20



FIG. 21

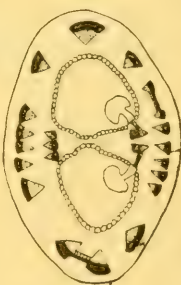


FIG. 22

FIG. 19, 20, 21, 22. — Sections transversales d'un fruit entièrement déformé de *Sisymbrium columnae* JACQ. faites à différentes hauteurs (la coupe 22 est pratiquée à la base du style).

Fig. 21. — Au bout de peu de temps, la transformation est complète et l'on a deux systèmes libéro-ligneux renversés appliqués contre les deux systèmes libéro-ligneux normaux de la région qui deviendra plus tard le replum. Jusqu'ici aucune cavité n'a encore pris naissance dans l'ovaire. Au moment où les loges apparaissent, les deux systèmes libéro-ligneux renversés de la périphérie de la

cloison ainsi que les deux systèmes normaux des carpelles placentaires, ont multiplié leurs faisceaux.

De cette description il résulte que ce sont les faisceaux annexes des carpelles placentaires qui fournissent les systèmes libéro-ligneux renversés correspondants. Or, les belles recherches de CHODAT et LENDNER ont établi que ces faisceaux annexes proviennent d'une ramification hâtive du faisceau médian des carpelles placentaires; *nous devons donc envisager chacun des deux carpelles qui constituent la cloison comme provenant du dédoublement du carpelle de la paroi, placé immédiatement à l'extérieur. Ce dédoublement est accompagné d'une rotation de 180° de sorte que chacune des deux feuilles carpellaires de la cloison regarde le centre de l'ovaire par sa face dorsale et la paroi de l'ovaire par sa face ventrale. Les deux feuilles ainsi formées se soudent entre elles par leur face dorsale et restent concrescentes avec les carpelles placentaires d'où elles proviennent, par leur face ventrale.*

COMPARAISON DU GYNÉCÉE ET DE L'ANDROCÉE DES CRUCIFÈRES.

Le dédoublement carpellaire que nous venons de constater est des plus intéressants; il établit entre le gynécée et l'androcée des Crucifères une analogie remarquable. Tous les deux sont, en effet, formés de six pièces disposés sur deux verticilles. Le verticille externe est dimère, le verticille interne est tétramère par dédoublement. La seule différence consiste en ce que les six étamines possèdent des grains de pollen, tandis que deux carpelles seulement, ceux qui constituent la cloison, portent des ovules. Il existerait bien une autre différence, résidant dans la nature du dédoublement qui est positif dans le verticille interne du gynécée tandis qu'il est négatif dans le verticille correspondant de l'androcée, si l'on en croit CELAKOSKY; mais l'ingénieuse théorie de ce savant botaniste est loin d'être admise par tous les auteurs, aussi nous n'insisterons pas davantage sur ce sujet et pour terminer, nous allons répondre d'avance à une objection que l'on ne manquerait pas de faire à notre théorie, objection ayant pour cause les ovaires à trois et quatre loges que l'on rencontre parfois dans les Crucifères.

SIGNIFICATION DES FRUITS A TROIS ET QUATRE LOGES DE
QUELQUES CRUCIFÈRES, D'APRÈS NOTRE THÉORIE.

Les ovaires à trois et quatre cloisons que quelques Crucifères présentent, les unes d'une façon accidentelle comme les Giroflées; etc., les autres d'une façon habituelle presque normale comme *Tetrapoma barbareifolia* TURCZ., etc., s'expliquent très simplement lorsqu'on admet une des théories bicarpellaires pour les Crucifères vivant actuellement. Il suffit de supposer que le type ancestral du gynécée de ces plantes était formé par quatre feuilles carpellaires avec quatre fausses cloisons. Dans les types vivant de nos jours deux de ces feuilles carpelles ont avorté; mais il arrive parfois qu'une ou deux de ces dernières réapparaissent comme un souvenir de l'état antérieur (Giroflées anormales, etc.). Cet état, ajoutent CELAKOSKY et beaucoup d'autres botanistes, s'est maintenu dans les genres *Tetrapoma* et *Holargidium*. Il faut voir combien CELAKOSKY raille agréablement ceux qui ont le malheur de ne pas penser comme lui et d'admettre que la paroi ovarienne des Crucifères actuelles serait formée par quatre carpelles.

« Wenn auch 4 Stränge ins Pistill gehen, zwei zu den Medianen »
 » der Carpiden und zwei in die kräftigen Placenten, so folgt daraus »
 » mit nichten, dass die Placenten und Scheidewände, ebenfalls »
 » Carpiden sein müssten.

» Die Berufung auf *Tetrapoma* beweist das Gegentheil von dem, »
 » was Klein beweisen will. Denn *Tetrapoma* hat nicht nur »
 » 4 Carpiden, sondern auch 4 Placenten und 4 Scheidewände, und »
 » wird demgemäss nicht nur 4, sondern 8 Bündel aus der Achse »
 » erhalten. Nach jenem Fehlschluss müsste das Pistill daselbst aus »
 » 8 carpiden bestehen! » (1). CELAKOSKY, on le voit, croit que les fruits à quatre loges sont comme une protestation à la théorie tétracarpellaire de KLEIN. Il est bien certain que l'idée d'admettre huit feuilles carpellaires dans les Crucifères à quatre loges est difficile à accepter au premier abord; aussi CHODAT et LENDNER, convaincus de l'existence de quatre carpelles dans la paroi ovarienne des siliques à deux loges, font-ils tout leur possible pour

(1) CELAKOSKY, Loc. cit. p. 84.

établir que malgré les apparences il n'y a pas augmentation du nombre des carpelles dans les fruits à trois et quatre loges.

Les recherches auxquelles nous nous sommes livrés sur le genre *Tetrapoma*, recherches que nous avons publiées ailleurs (1), ne nous permettent pas de partager l'opinion des savants botanistes de Genève. En appliquant à ce genre la méthode d'investigation qui nous avait réussi pour le *Colza* et *Sisymbrium columnae*, JACQ. nous avons trouvé, en effet, que les siliques de *Tetrapoma barbareifolia* TURCZ étaient des fruits anormaux de *Nasturtium palustre* et qu'elles ne diffèrent des siliques normales de cette plante que par le nombre des pièces carpellaires qui entrent dans chaque verticille. Chacun de ceux-ci est tétramère dans le cas de quatre loges et trimère dans le cas de trois loges; quant aux cloisons, elles proviennent du dédoublement des quatre pièces du verticille interne, si le fruit offre quatre cavités et des trois pièces de ce même verticille, si le fruit ne présente que trois loges.

Cette adjonction de carpelles supplémentaires aux carpelles ordinaires pour augmenter le nombre des loges, dans quelques siliques de Crucifères, ne nous étonne en aucune façon. Ne voit-on pas de pareils faits se produire à chaque instant dans des familles très voisines. Il nous suffira de dire que, dans une herborisation au mont Ventoux, nous avons récolté divers échantillons d'un même pavot (*Papaver alpinum*) dont les capsules avaient depuis trois jusqu'à huit cloisons avec un nombre correspondant de stigmates.

Les affinités des Crucifères avec les Papavéracées sont reconnues par tous les botanistes; rien donc d'étonnant à ce que cette multiplication des carpelles et des cloisons, si caractéristique des Papavéracées se retrouve accidentellement chez les Crucifères. En d'autres termes, *les fruits à trois et quatre loges, si communs chez Tetrapoma barbareifolia TURCZ (anomalie de Nasturtium palustre RBr) et si rares chez Cheiranthus cheiri, Ionopsidium acaule (2), etc. doivent être considérés comme l'indication des liens étroits qui relient les Crucifères aux Papavéracées.*

Marseille, août 1899.

(1) D^r C. GERBER. *Bull. soc. bot. Fr.* Session extraordinaire d'Hyères, 1899.

(2) D^r C. GERBER. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, Session extraordinaire d'Hyères, 1899.

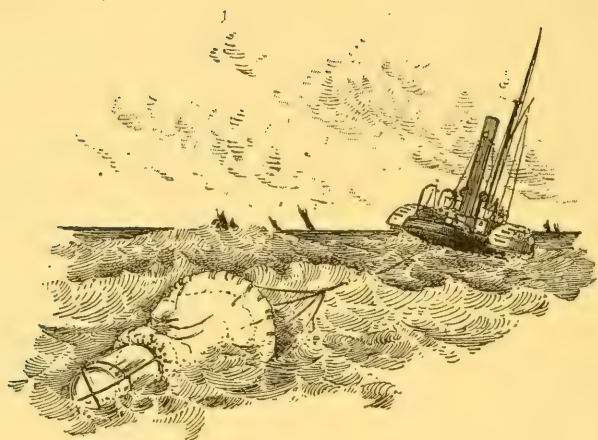


PLANCHE I

PLANCHE I.

Corpuscules osseux de préparations montées au baume sec. Tous les dessins sont faits avec l'objectif 1/12 à immersion et l'oculaire 2 de Nachet, sauf la fig. 23, obj. 7, oc. 2.

Fig. 1. — *Protopterus annectens*, supra temporal.

Fig. 2. — *Triton taeniatus*, voûte du crâne.

Fig. 3. — *Rana esculenta*, voûte du crâne.

Fig. 4. — *Lacerta muralis*, voûte du crâne.

Fig. 5. — *Polypterus bichir*, écaille.

Fig. 6. — *Lepidosteus osseus*, voûte du crâne.

Fig. 7. — *Lepidosteus Maximiliani*, vertèbre.

Fig. 8. — *Amia calva*; *a.* opercule, *b. c.* voûte du crâne.

Fig. 9. — *Acipenser stellatus*, plaque dermique.

Fig. 10. — *Acipenser ruthenus*, aiguillon des nageoires pectorales.

Fig. 11. — *Alosa finta*, opercule.

Fig. 12. — *Alosa sardina*, opercule.

Fig. 13. — *Cyprinus carpio*, opercule.

Fig. 14. — *Synodontis schal*; *a.* opercule, *b.* aiguillon de la pectorale au milieu, *c.* même organe, sur le bord.

Fig. 15. — *Anguilla vulgaris*, voûte du crâne.

Fig. 16. — *Synaphobranchus*, vertèbre.

Fig. 17. — *Symenchelys*, vertèbre.

Fig. 18. — *Coregonus oxyrhynchus*, vertèbre.

Fig. 19. — *Cyprinus auratus*, voûte du crâne.

Fig. 20. — *Salmo fario*, opercule.

Fig. 21. — *Thynnus*; *a.* double cône vertébral, *b.* lame vertébrale.

Fig. 22. — Canalicules rayonnant d'un canal vasculaire de l'écaille de *Polypterus bichir*.

Fig. 23. — *Cyprinus auratus*: côte en coupe longitudinale; *a. b.* partie médiane, *b.* partie moyenne, *c.* bord.

Fig. 24. — *Amia calva*, corpuscules osseux de la couche inférieure de l'écaille.

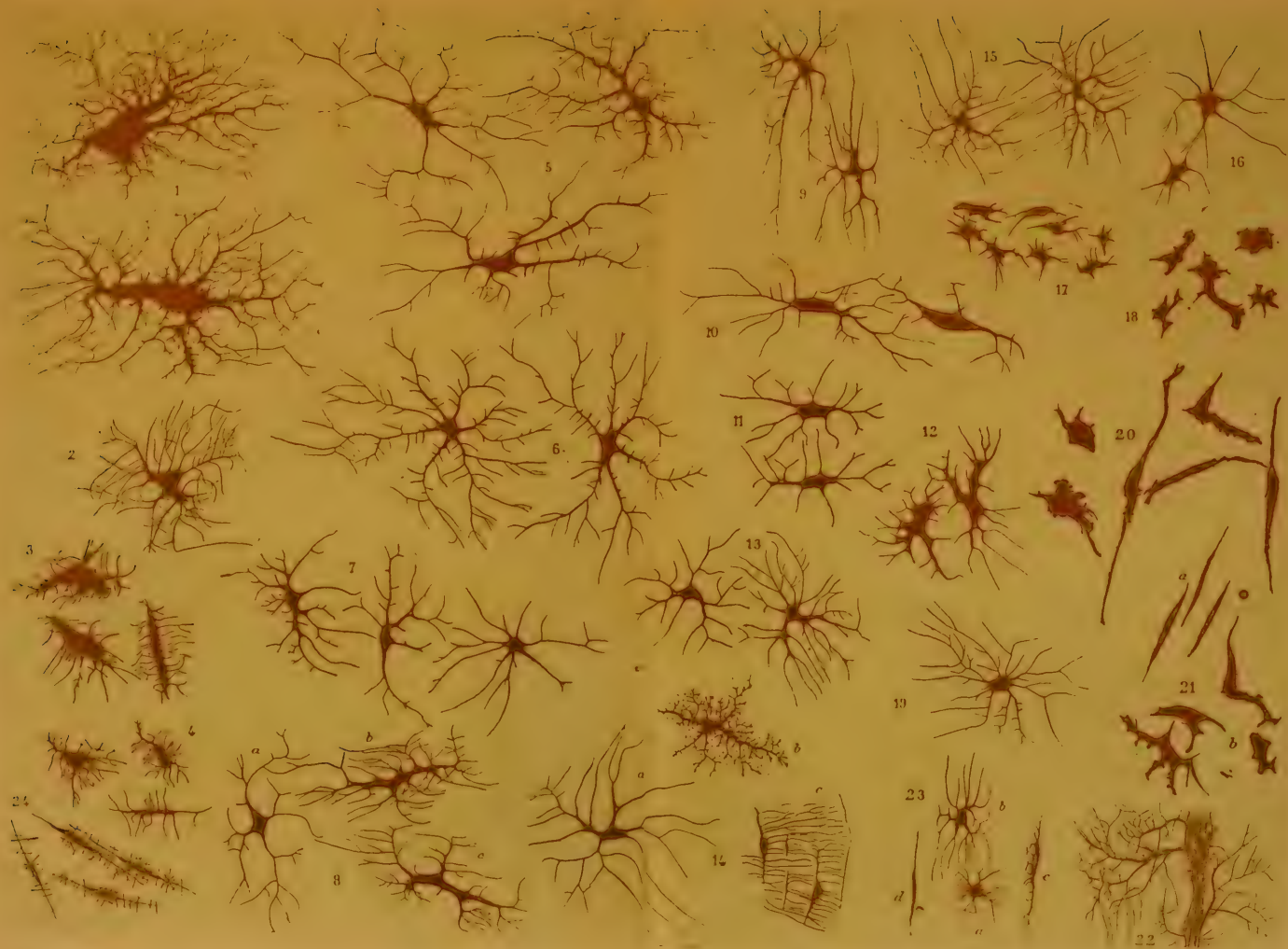


PLANCHE II.

PLANCHE II.

Reproductions photographiques de préparations.

Fig. 1. — Fragment d'une lamelle dissociée du double cône vertébral d'*Esox lucius*.

Fig. 2. — Portion d'une grosse boucle de *Raja clavata*.

Fig. 3. — Portion d'une apophyse vertébrale de *Chaetodon* montrant les fibres conjonctives non calcifiées qui pénètrent normalement à la surface.

Fig. 4. — Portion d'une coupe d'un os du crâne de *Lepidosteus osseus*, montrant les canalicules *cl*, qui partent des canaux vasculaires *c.*, et les cellules osseuses *c. o.*

Fig. 5. — Portion de la plaque basale de la boucle dorsale de *Raja clavata*; *pr.* périoste, *s. tr.* système des travées, *c.* cellules.

Fig. 6. — Portion de la coupe précédente à un plus fort grossissement; *tr.* une travée de substance calcifiée, *g. pr.* un grain protoplasmique, *s. fb.* substance fibrillaire.

Fig. 7. — Portion de la plaque masticatrice de *Chimaera monstrosa*; *pl.* noyau fibreux; *ch.* cartilage; *tr. o.* travée osseuse; *c. g.* couche génératrice d'un noyau fibreux.

Fig. 8. — Portion d'un noyau fibreux et de sa paroi, montrant la structure fibreuse enchevêtrée du premier, et la continuité de ses fibres avec la substance osseuse.

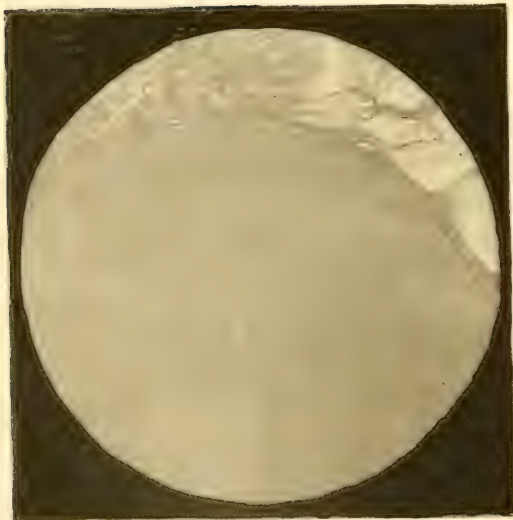
1



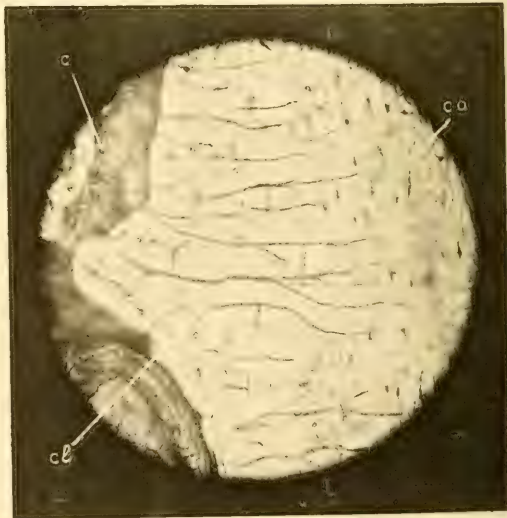
2



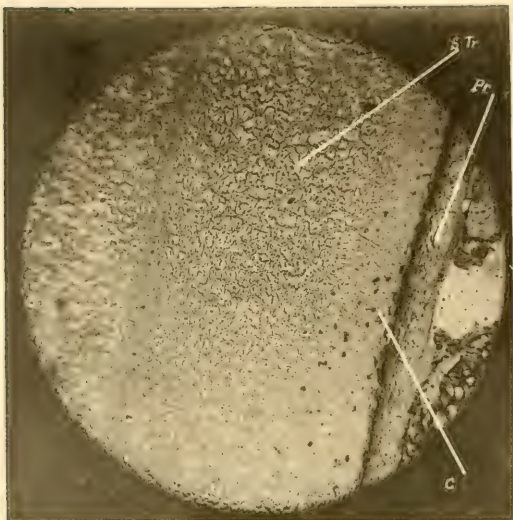
3



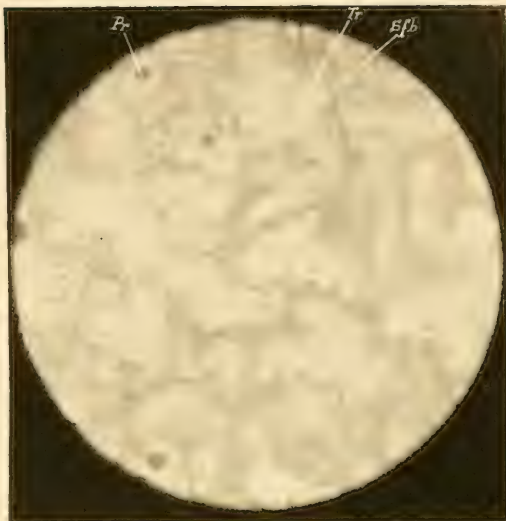
4



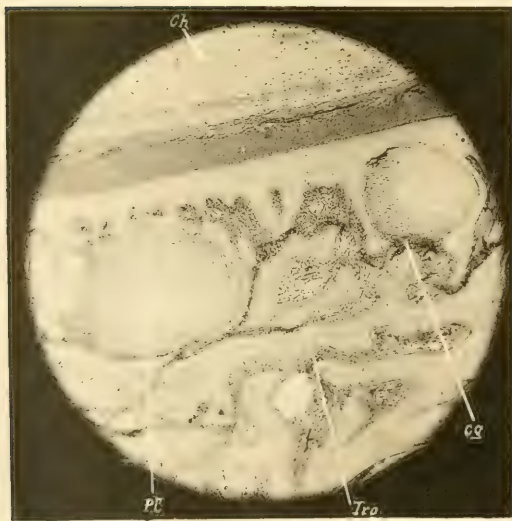
5



6



7



8



PLANCHE III.

- Fig. 1. — Fragment d'une lamelle dissociée de la voûte du crâne de *Protopterus annectens*, éosine hématoxylique; Nachet obj. 5, oc. 2; *n.* noyau.
- Fig. 2. — Faisceaux fibrillaires isolés par dissociation d'une côte d'*Esox lucius*, thyonine; Nachet, obj. 7, oc. 4: *o.* ouvertures pour le passage des faisceaux perpendiculaires.
- Fig. 3. — Cellules osseuses de l'aiguillon de la nageoire d'*Acipenser ruthenus*; safranine; potasse à 40 %; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *n.* noyau.
- Fig. 4. — Cellules osseuses de l'opercule d'*Alosa sardina*; safranine; potasse à 40 %. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *n.* noyau.
- Fig. 5. — Cellules osseuses de l'opercule de *Salmo fario*; safranine; potasse à 40 %. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *n.* noyau.
- Fig. 6. — Portion d'une coupe transversale d'écaille de *Protopterus annectens*; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *f.l.* faisceau fibrillaire en coupe longitudinale; *f.t.* id. en coupe transversale; *c.é.* cellule de l'écaille; *n.* son noyau; *c.g.* couche génératrice.
- Fig. 7. — Cellules osseuses d'une écaille de *Protopterus annectens*; safranine; potasse à 40 %. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *cr.e.* crêtes d'empreinte.
- Fig. 8. — Cellules osseuses de la couche inférieure de l'écaille d'*Amia calva*; safranine, potasse à 40 %. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *a.b.* couche profonde; *c.* partie superficielle de cette dernière; *d.* couche externe; *cr.e.* crêtes d'empreinte.
- Fig. 9. — Cellules odontoblastiques de la boucle dorsale de *Raja clavata*; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *c.o.* cellules odontoblastiques; *n.* noyau; *f.p.* fibres protoplasmiques; *c.ej.* cellules conjonctives; *c.g.* couche génératrice; *d.* dentine.
- Fig. 10. — Cellules odontoblastiques de la boucle dorsale de *Raja clavata*: pyrosine, acide formique. Nachet, obj. 1/12 oc. 2: *v.* vaisseau; *c.o.* cellule odontoblastique;

c.g. couche génératrice ; *d.* dentine ; *f.p.* fibres protoplasmiques.

- Fig. 11. — Portion de la paroi externe de la plaque masticatrice de *Chimæra monstrosa*, voisine du bord d'accroissement ; pyrosine, acide formique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *c.g.* cellules génératrices ; *f.p.* fibres protoplasmiques ; *s.f.* substance fondamentale.
- Fig. 12. — Cellules à prolongements protoplasmiques d'un os de *Tetrodon reticulatus* ; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *c.f.* cellule à fibre protoplasmique ; *n.* son noyau ; *c.g.* cellule génératrice ; *s.f.c.* substance fondamentale calcifiée ; *s.f.n.c.* substance fondamentale non calcifiée.
- Fig. 13. — Comme la précédente, montrant une cellule à deux prolongements ; *ch.* cartilage.
- Fig. 14. — Cellule à fibre protoplasmique et cellule osseuse d'un os de *Tetrodon reticulatus* ; pyrosine, acide formique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *c.f.* cellule à fibre protoplasmique ; *c.o.* cellule osseuse ; *c.g.* couche génératrice ; *s.f.* substance fondamentale.
- Fig. 15. — Portion d'une coupe transversale de la voûte crânienne d'*Amia calva* ; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *f.p.* fibres protoplasmiques ; *c.o.* cellules osseuses ; *s.f.* substance fondamentale.
- Fig. 16. — Types de fibres protoplasmiques prises dans une coupe transversale de la voûte du crâne d'*Amia calva* ; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *a, b, c.* prolongements avec les cellules dont ils dépendent ; *d.* cellule en continuité avec une fibre ; *e.* grosse fibre avec trois noyaux ; *n.* noyau.
- Fig. 17. — Types de fibres protoplasmiques de la voûte du crâne de *Lepidosteus osseus* ; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *a.* ensemble d'une fibre et de sa cellule ; *b.* extrémité d'une fibre ; *c.* corps cellulaire d'une fibre ; *d.* id. avec deux noyaux.

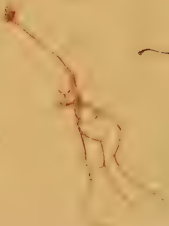
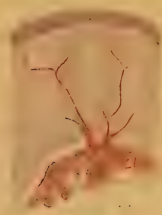
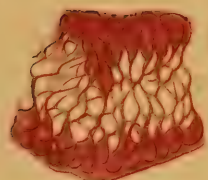
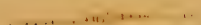
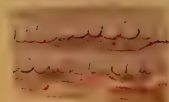
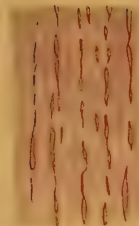


PLANCHE IV.

- Fig. 1. — Portion de la voûte du crâne de *Lepidosteus osseus*; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *f.p.* fibre protoplasmique; *c.f.* sa cellule; *c.g.* couche génératrice; *c.o.* cellule osseuse; *s.f.* substance fondamentale.
- Fig. 2. — Portion de dent d'*Amia calva*; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *p.* pulpe; *f.p.* fibres protoplasmiques; *c.o.* cellules osseuses; *s.f.* substance fondamentale.
- Fig. 3. — Articulation de deux vertèbres de *Merlucius vulgaris*, coupe longitudinale; bleu d'aniline et safranine. Leitz, obj. 3, chambre claire: *c.c.* restes de la corde; *m.p.* membrane propre; *m.e.* élastique externe; *l.it.* ligament intervertébral; *l.it'* partie interne de ce dernier; *d.c.* double cône; *c.m.* cavité médullaire; *c.m'* id. plus petite; *c.m''* id. très réduite.
- Fig. 4. — Insertion du ligament intervertébral sur le double cône d'une vertèbre de *Merlucius vulgaris* en coupe longitudinale; éosine hématoxylique. Leitz, obj. 12, chambre claire: *d.c.a.* double cône, partie bien calcifiée; *d.c.r.* double cône, partie plus récente; *f.d.c.* faisceau du double cône; *f.l.* faisceau du ligament; *c.f.* cellule du ligament transformée en ostéoblaste; *c.l.* cellule ordinaire du ligament.
- Fig. 5. — Cellules propres de la substance osseuse d'une vertèbre de *Thynnus*; éosine hématoxylique, ac. formique. Leitz, obj. 12, chambre claire: *c.* cellule; *t.* travée.
- Fig. 6. — Cellules propres de la substance ostéoïde d'une vertèbre de *Merlucius vulgaris*; éosine hématoxylique, ac. formique; Leitz, obj. 12, chambre claire: *c.* cellule; *t.c.* travée en coupe transversale; *t.f.* travée vue de face.
- Fig. 7. — Partie antérieure de la lamelle osseuse de l'aiguillon dorsal de *Chimara monstrosa*, éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 1: *pr.p.* périoste postérieur; *cm.* cavité médullaire; cm^1 , cm^2 , cm^3 , stades de formation de cavités médullaires.

- Fig. 8. — Partie postérieure du cartilage operculaire d'*Acipenser ruthenus*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *ch.* cartilage; *l.o.* lamelle osseuse de recouvrement; *t.o.* travée osseuse; *t.c.m.* tissu conjonctif médullaire; *v.* vaisseau; *c.m.* petite cavité médullaire; *c.o.* cellules ostéoblastiques.
- Fig. 9. — Portion du double cône vertébral de *Thynnus*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *c.m.h.* cavités médullaires haversiennes; *s.i.* système intermédiaire; *s.i.h.* système intermédiaire haversien; *c.m.o.* cavités médullaires non haversiennes.
- Fig. 10. — Portion d'une coupe transversale de la ceinture scapulaire d'*Amia calva*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *pr.* périoste; *c.m.h.* cavité médullaire de Havers; *s.i.* système intermédiaire; *s.h.* système de Havers; *o.p.* os périostique.
- Fig. 11. — Portion d'une coupe transversale d'une vertèbre de *Chætodon*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2; *cc.* corde; *pr.* périoste; *c.m.h.* cavité médullaire haversienne; *s.i.* système intermédiaire; *s.h.* système de Havers; *o.p.* os périostique.

PLANCHE V.

Fig. 1. — Portion d'une coupe longitudinale de vertèbre de *Merluccius vulgaris*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *c.c.* corde dorsale; *d.c.* double cône; *l.it.* ligament intervertébral; *c.m.* cavité médullaire; *v.* vaisseau; *t.o.* travée ostéoïde.

Fig. 2. — Portion de la plaque basale d'une boucle de *Raja clavata*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 1/12, oc. 1; *pr.* périoste; *m.c.* masse cellulaire; *gr.p.* grains protoplasmiques; *tr.* travée calcifiée; *s.fb.* substance fibrillaire.

Fig. 3. — Coupe transversale d'une épine hémale de *Protopterus annectens*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 5, oc. 2: *ch.* cartilage; *c.ch.* cellule cartilagineuse; *s.o.* substance osseuse; *pr.* périoste; *v.* vaisseau.

Fig. 4. — Portion de la surface interne de la calotte cartilagineuse d'une vertèbre de *Leuciscus albidus*; safranine et picro-indigo carmin; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *ch.* substance cartilagineuse normale; *ch.* substance cartilagineuse en voie de disparition; *c.ch.o.* cellule cartilagineuse ordinaire; *c.ch.h.* cellule cartilagineuse hypertrophiée; *c.ch.r.* cellule cartilagineuse régénérée; *f.cj.* fibrilles conjonctives; *v.* vaisseau; *c.m.* cellule médullaire; *s.o.* substance osseuse; *c.ch.l.* cellule cartilagineuse libérée.

Fig. 5. — Portion de la surface interne de la calotte cartilagineuse de l'arc inférieur d'une vertèbre d'*Alosa finta*; safranine et bleu d'aniline; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *ch.* substance cartilagineuse normale; *ch.d.* substance cartilagineuse en voie de disparition; *c.ch.o.* cellule cartilagineuse ordinaire; *c.ch.m.* cellule cartilagineuse se multipliant; *c.ch.r.* cellule cartilagineuse régénérée; *m.* moelle; *c.ch.l.* cellule cartilagineuse libérée.

Fig. 6. — Surface d'ossification de la tête du maxillaire inférieur de *Tetrodon reticulatus*; Nachet, obj. 3, oc. 2: *ch.* cartilage; *ch.c.* cartilage calcifié; *s.ch.c.* sphère de cartilage calcifié; *s.o.* substance osseuse; *v.* vaisseau; *m.* moelle;

ch.d. point où le cartilage se détruit par fonte, *c.m.m.* portion où il est détruit par les cellules à noyaux multiples et les vaisseaux.

Fig. 7. — Portion de la coupe précédente où le cartilage se détruit par fonte directe ; Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *v.* vaisseau ; *c.m.* cellule médullaire ; *f.cj.* fibrilles conjonctives ; *ch.* cartilage ; *g.ch.c.* grains de cartilage calcifié ; *c.ch.* cellules cartilagineuses ; *ch.d.* substance cartilagineuse en voie de disparition.

Fig. 8. — Portion de la fig. 6, où le cartilage calcifié est attaqué par des cellules à noyaux multiples. Nachet, obj. 1/12, oc. 2 : *ch.* cartilage ; *c.ch.* cellule cartilagineuse ; *g.ch.c.* grain de cartilage calcifié ; *s.ch.c.* sphère de cartilage calcifié ordinaire ; *s.ch.c'* id. ayant pour centre une cellule ; *ch.c.* masse de cartilage calcifié ; *v.* vaisseau ; *m.* moelle ; *s.o.* substance osseuse ; *c.m.m.* cellule à noyaux multiples.

PLANCHE VI.

- Fig. 1. — Coupe transversale d'un arc branchial de *Merlangus pollachius*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *ch.* cartilage; *s.o.* substance ostéoïde; *pr.* périoste; *c.o.* ostéoblastes.
- Fig. 2. — Portion de la coupe précédente; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *ch.* cartilage; *s.o.* substance ostéoïde; *pr.* périoste; *c.ch.p.* cellules cartilagineuses aplaties.
- Fig. 3. — Portion d'une coupe longitudinale de la corne frontale de *Chimara monstrosa*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *ch.c.* cartilage calcifié; *f.ch.c.* fibro-cartilage ossifié; *t.f.c.* tissu fibreux ossifié; *t.f.* tissu fibreux ordinaire.
- Fig. 4. — Comme la précédente; bleu d'aniline et safranine: *ch.c.* cartilage calcifié; *c.ch.* cellules cartilagineuses isolées dans la substance osseuse; *t.f.c.* tissu fibreux ossifié; *c.o.* cellule osseuse; *f.f.c.* faisceau fibreux calcifié pénétrant dans le cartilage.
- Fig. 5. — Portion d'une coupe longitudinale de la tête articulaire du maxillaire inférieur de *Tetrodon reticulatus*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *s.o.* substance osseuse; *ch.* cartilage; *c.ch.* cellules cartilagineuses isolées dans la substance osseuse; *c.g.* couche génératrice; *pr.* périoste.
- Fig. 6. — Coupe transversale d'une lamelle branchiale de *Merlangus pollachius*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 5, oc. 2: *n. ch. c.* noyau cartilagineux calcifié; *ch.* cartilage; *s. o.* substance osseuse; *pr.* périoste; *v.* vaisseau.
- Fig. 7. — Coupe d'une lamelle branchiale de *Mullus surmuletus*, éosine hématoxylique; Nachet, obj. 5, oc. 2: *n. ch.* noyau cartilagineux calcifié; *ch. c.* cartilage; *c. ch. d.* cellules cartilagineuses atrophiées; *pr.* périoste; *s. o.* substance osseuse; *v.* vaisseau.
- Fig. 8. — Coupe longitudinale d'une lamelle branchiale de *Gadus luscus* au niveau de son insertion; *ch. c.* cartilage calcifié; *c. chd.* cellules cartilagineuses

isolées et atrophiées; *c. g.* couche génératrice;
s. o. substance osseuse; *pr.* périoste.

Fig. 9. — Partie externe de la calotte cartilagineuse de l'arc
vertébral inférieur de *Leuciscus albidus*; bleu
d'aniline et safranine; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *s. o.*
substance osseuse; *ch.* cartilage; *ch.* cellule carti-
lagineuse isolée dans la substance osseuse.

Fig. 10. — Même préparation; *c. ch. r.* cellules cartilagineuses
ramifiées dans la substance osseuse.

Fig. 11. — Partie externe de la ceinture scapulaire de *Chatodon*,
éosine hématoxylique; Nachet, obj. 5, oc. 2: *pr.*
périoste; *s. o.* substance osseuse; *s. h.* système de
Havers; *f. ch. c.* fibro-cartilage calcifié; *s. o.* substance
osseuse; *c. ch. i.* cellules cartilagineuses isolées.

Fig. 12. — Double cône vertébral d'*Amia calva*; éosine hémato-
xylique; Nachet, obj. 5, oc. 2: *l. it.* ligament
intervertébral; *c. m.* cavité médullaire; *s. h.* système
de Havers; *f. ch. c.* fibro-cartilage ossifié; *s. o.*
substance osseuse; *c. ch. i.* cellule cartilagineuse
isolée.

Fig. 13. — Portion externe de la coupe précédente; Nachet,
obj. 1/12, oc. 2: *l. it.* ligament intervertébral;
pr. périoste; *c. ch.* cellule cartilagineuse; *c. ch. d.*
cellule cartilagineuse imparfaite; *c. o.* cellule
osseuse; *s. o.* substance osseuse.



PLANCHE VII.

- Fig. 1. — Insertion du ligament intervertébral sur le double cône chez *Thynnus*; bleu d'aniline et safranine; Leitz, obj. 3, chambre claire; *l. it.* ligament intervertébral; *pr.* périoste; *c. ch.* cellule cartilagineuse; *c. ch. d.* cellule cartilagineuse imparfaite; *c. o.* cellule osseuse; *s. o.* substance fondamentale osseuse.
- Fig. 2. — Portion externe du même, Leitz, obj. 12, chambre claire; *f. li.* fibre du ligament intervertébral; *f. d. c.* fibre du double cône; *c. l. i.* cellule du ligament intervertébral; *c. g.* cellule plus grosse et gonflée; *c. r.* cellules encapsulées à protoplasma rétractile; *c. c.* cellule entourée d'un petit nuage de substance cartilagineuse.
- Fig. 3. — Substance cartilaginiforme du même organe; même préparation; *f. c.* tissu fibreux calcifié; *ch.* substance fondamentale cartilagineuse; *cp.* capsule d'une cellule cartilagineuse; *pr.* protoplasma rétracté.
- Fig. 4. — Cellule godronnée du double cône de *Thynnus*.
- Fig. 5. — Double cône vertébral de *Mullus surmuletus*. Bleu d'aniline et safranine; Nachet, obj. 5, oc. 2; *l. it.* ligament intervertébral; *d. c.* double cône; *c. m.* cavité médullaire; *c. ch.* cellule cartilagineuse; *c. r.* cellule à protoplasma rétractile; *pr.* périoste.
- Fig. 6. — Coupe transversale d'une vertèbre de *Trachypterus*. Eosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2; *cc.* corde dorsale; *l. o.* lamelle osseuse juxtacordale; *tr. o.* travée osseuse; *t. m.* tissu médullaire; *pr.* périoste.
- Fig. 7. — Portion de la même coupe. Nachet, obj. 7, oc. 2; *tr.* travée osseuse; *c. p. o.* cellule plate de la substance ostéoïde; *fb.* fibrille conjonctive; *t. m.* tissu médullaire; *c. cj.* cellule conjonctive.
- Fig. 8. — Portion de la lamelle cartilagineuse externe de la ceinture scapulaire d'*Orthogoriscus nola*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2; *ch.* cartilage; *cm.* cavité médullaire; *s. o.* substance ostéoïde; *sh. y.* substance ostéoïde; *pr.* périoste.

Fig. 9. — Portion d'une des quatre baguettes osseuses de la ceinture scapulaire d'*Orthagoriscus*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *tr. o.* travée ostéoïde; *pr.* périoste; *c. o.* ostéoblastes; *s. hy.* substance hyaline.

Fig. 10. — Lamelle osseuse de recouvrement d'une apophyse vertébrale d'*Orthagoriscus*; éosine hématoxylique; Nachet, obj. 3, oc. 2: *l. o.* lamelle ostéoïde médiane; *c. lo.* cellules de cette lamelle; *ch.* cartilage; *t. f.* tissu fibreux; *v.* vaisseau; *tr. o.* travée ostéoïde; *s. hy.* substance hyaline.

Fig. 11. — Portion d'une coupe longitudinale de vertèbre d'*Orthagoriscus*; picro carmin; *l. o.* lamelle ostéoïde; *f. hy.* fibres de la substance hyaline; *chy.* cellule de la substance hyaline; *s. hy.* substance hyaline.

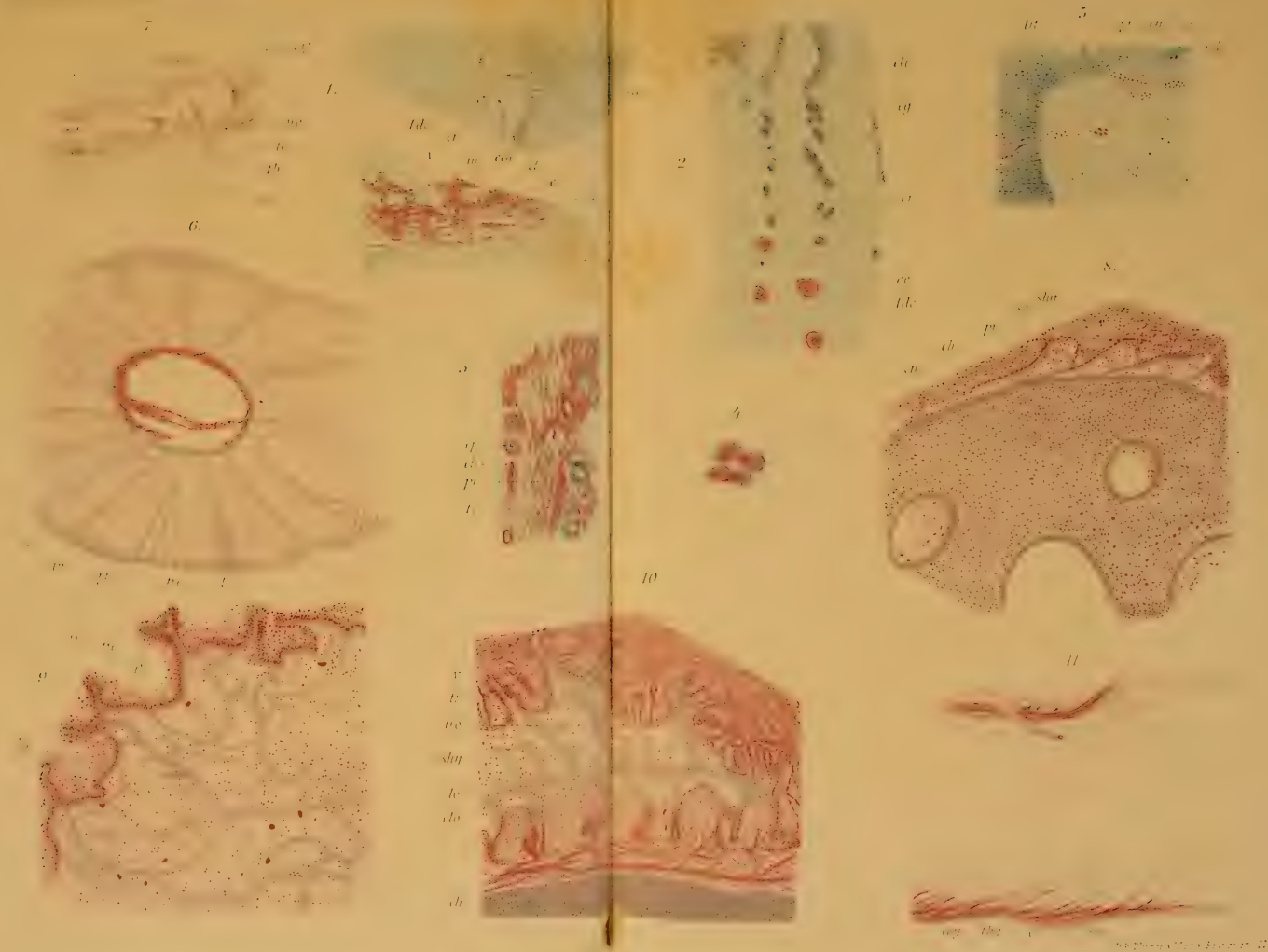


PLANCHE VIII.

PLANCHE VIII.

- Fig. 1. — Couche génératrice de la substance hyaline dans une partie de la fig. 2, Pl. VII. Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *co.* ostéoblastes; *cg.* cellules génératrices de la substance hyaline; *s. hy.* substance hyaline; *c. hy.* cellules renfermées dans cette substance hyaline.
- Fig. 2. — Groupes de cellules de la substance hyaline en voie de multiplication; *z. j.* zone claire, jeune; *s. hy.* substance hyaline; *c. hy.* cellules.
- Fig. 3. — Diverses cellules de la substance hyaline de l'occipital, éosine hématoxylique; Nachet, obj. 1/12, oc. 2: *ft. c.* fibres coupées transversalement; *ft.* id. entourée d'une cellule; *c. hy.* cellule.
- Fig. 4. — Cellules d'une partie plus colorée et plus fibreuse de la substance hyaline.
- Fig. 5. — Divers types de cellules de la substance hyaline. *a. b. c.* cellules se séparant.
- Fig. 6. — Coupe transversale d'une vertèbre de *Balistes viridescens*; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 3, oc. 2: *tr.* travée ostéoïde; *s. hy.* substance hyaline; *pr.* périoste; *m.* moelle; *cc.* corde dorsale; *c. m.* cavité médullaire avec de la substance hyaline; *c. m'.* cavité plus petite, sans substance hyaline; *p. a.* pointe d'accroissement.
- Fig. 7. — Portion d'une coupe du maxillaire inférieur de *Tetrodon reticulatus*; éosine hématoxylique. Nachet, obj. 5, oc. 2: *tr.* travée; *pr.* périoste; *c. o.* ostéoblastes; *m.* moelle; *s. hy.* substance hyaline; *s. f. n. c.* substance fondamentale osseuse non calcifiée; *v.* vaisseau; *c. p. o.* cellule plate.

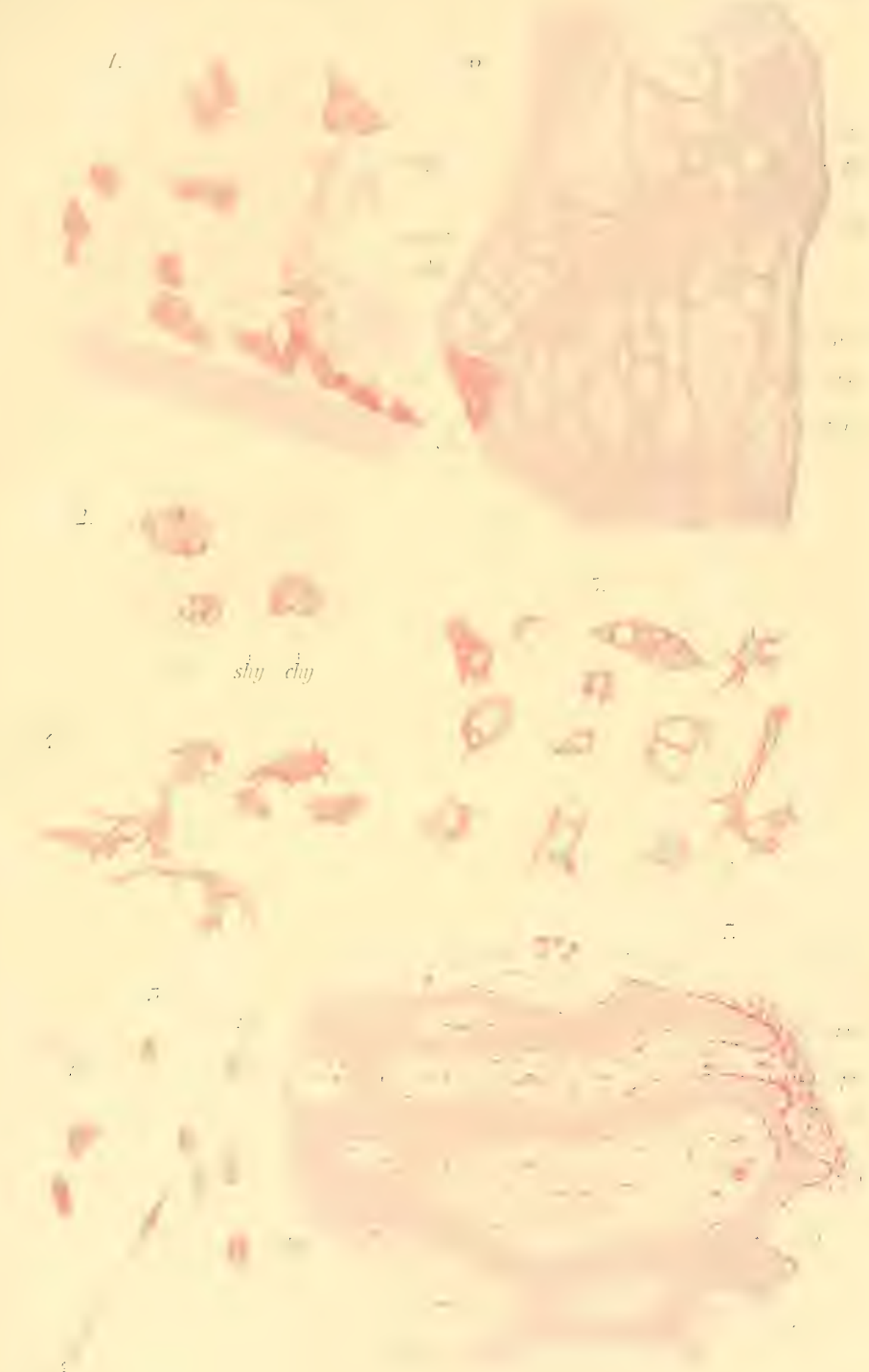


Planche IX.

SYSTÈME NERVEUX SYMPATHIQUE OU STOMATO-GASTRIQUE DES ORTHOPTÈRES.

Fig. 1. — Ensemble du système nerveux stomato-gastrique de l'*Hierodula bioculata* BURM. — *G.f.* ganglion frontal ou buccal; *r.a.*, rameau nerveux antérieur; *n*, petits filets nerveux prenant naissance à l'extrémité postérieure du ganglion buccal *G.f.*; *R*, connectif reliant le ganglion buccal à la base du cerveau, vers l'origine du collier œsophagien *c*; *G.l.₁*, ganglions latéro-œsophagiens antérieurs; *G.l.₂*, ganglions latéro-œsophagiens postérieurs; de ces ganglions partent de nombreux filets nerveux constituant un plexus œsophagien et salivaire; *G.o.*, ganglion œsophagien; *N.r.* nerf récurrent duquel partent latéralement de nombreux filets nerveux *a a*; *G.a.*, ganglion abdominal; *b*, nerfs issus du ganglion abdominal; $\alpha\alpha$, commissure unissant les ganglions latéro-œsophagiens antérieurs à la base du cerveau.

Fig. 2. — Système nerveux stomato-gastrique d'*Hierodula bioculata* (vu de profil). *G.f.*, ganglion frontal et son rameau nerveux antérieur *r*; *R*, commissure unissant le ganglion frontal à l'origine du collier œsophagien *c.o.* (L'origine de cette commissure a été placée dans la figure un peu au-dessous de son origine réelle); *c*, section inférieure du cerveau; *n*, ganglion œsophagien; *N*, nerf récurrent sus-intestinal avec ses ramifications nerveuses *a*; *G.a.*, ganglion abdominal et son filet nerveux postérieur *b*; *G.₁*, ganglion latéro-œsophagien antérieur relié à la base du cerveau par la commissure α ; *G.₂*, ganglion latéro-œsophagien postérieur avec le plexus nerveux *pl.*; *G.s.o.*, ganglions sous-œsophagiens; *c.v.*, chaîne nerveuse ventrale avec ses ganglions *g*.

Fig. 3. — Système nerveux sympathique de la *Blabera atropos*. *L*, lèvres supérieure; *n*. et *ne.*, nerf médian et nerfs externes se rendant à la lèvre supérieure et au pharynx; *G*, ganglion buccal ou frontal, avec ses commissures *c* le rattachant au connectif œsophagien *a*, à la base du cerveau; *g.₁* et *g.₂*, ganglions latéro-œsophagiens avec le plexus *p*; α , ganglion supra-œsophagien; *n.r.*, nerf récurrent; *G.a.*, ganglion abdominal et nerfs *nf*.

Fig. 4. — Ganglion buccal ou frontal du système nerveux sympathique de la *Blabera gigantea*. *G*, ganglion frontal, avec le nerf récurrent postérieur *n.r.*; *c*, commissure unissant le ganglion frontal à la base du cerveau; *n₁*, nerf médian antérieur; *n*, nerf latéral. Ces deux nerfs vont se distribuer aux parois latérales du pharynx et au labre.

- Fig. 5. — Ganglion stomacal (abdominal) de *Blabera atropos*. Ce ganglion, de forme triangulaire, émet, à ses angles postérieurs, deux cordons nerveux *A* et *B* appliqués sur les parois latérales du jabot. Ces cordons envoient des filaments sur la région postérieure des glandes salivaires et se prolongent, en arrière, sur le gésier, jusqu'à l'origine de l'intestin moyen.
- Fig. 6. — Système nerveux sympathique sus-intestinal du *Caloptenus italicus*; *n.i.*, nerf récurrent impair antérieur; *c*, face inférieure du cerveau; *F*, ganglion œsophagien ou hypocérébral; *G.a₁* et *G.a₂*, ganglions latéro-œsophagiens antérieurs et postérieurs; *G.a.*, ganglion stomacal ou abdominal; *b*, nerfs récurrents pairs internes; *n.p.*, nerfs récurrents pairs externes; α , commissures.
- Fig. 7. — Portion du jabot *j*, sectionné suivant la ligne *s*; *c*, cœcum intestinal; *n*, un des nerfs récurrents pairs, avec le ganglion stomacal *G*. De ces ganglions partent de nombreux filets nerveux se distribuant à la surface du jabot et du cœcum (*Mecosthetus grossus*).
- Fig. 8. — Système nerveux sympathique sus-intestinal de l'*Edipoda cærulescens*. *G.f.* ganglion frontal ou buccal communiquant avec les connectifs œsophagiens *c.*, par la commissure *n*; *i*, nerf récurrent impair; *G.s.* ganglion œsophagien impair; *G.₁* et *G.₂*, ganglions latéro-œsophagiens antérieurs et postérieurs; les antérieurs communiquent avec la base du cerveau *c.e.* par la commissure α ; *n.i.* et *n.e.*, nerfs récurrents pairs externes et internes, en partie sectionnés.
- Fig. 9. — Système nerveux sus-intestinal de l'*Acridium peregrinum*. *G.p.*, ganglion buccal ou frontal; *c*, racine partant de l'origine du connectif œsophagien et allant aboutir au ganglion *G.p*; *n.i.*, nerf récurrent impair; *G.₂*, ganglion œsophagien; *G.₁* et *G.₃*, ganglions latéro-œsophagiens antérieurs et postérieurs; *n.i.* et *n.e.*, nerfs récurrents pairs internes et externes; *G.a.*, ganglion stomacal avec ses ramifications *f.n.*; *J*, jabot; *s*, cœcum intestinal; *I.m.* origine de l'intestin moyen.
- Fig. 10. — Système nerveux sus-intestinal de *Truxalis unguiculata*; *c.e.* cerveau; *no.*, nerf optique; *n.a.*, nerf antennaire; *c.o.*, longs connectifs œsophagiens; *G*, ganglion frontal ou buccal; *G.₂*, ganglion œsophagien; *G.₁*, ganglions latéro-œsophagiens unis au cerveau par de longs connectifs *Ab.*; *G.a.*, ganglions latéro-pharyngiens postérieurs déplacés et unis aux antérieurs par deux longues commissures *m*; *G.a₁* ganglion stomacal; *n.i.* et *n.e.*, nerfs récurrents internes et externes.
- Fig. 11. — Ganglion stomacal (intestinal) du *Stenobothrus lineatus*; *G.a.*, ganglion avec les filets nerveux *f.n.* qui en partent; *n.r.p.*, nerf récurrent pair.

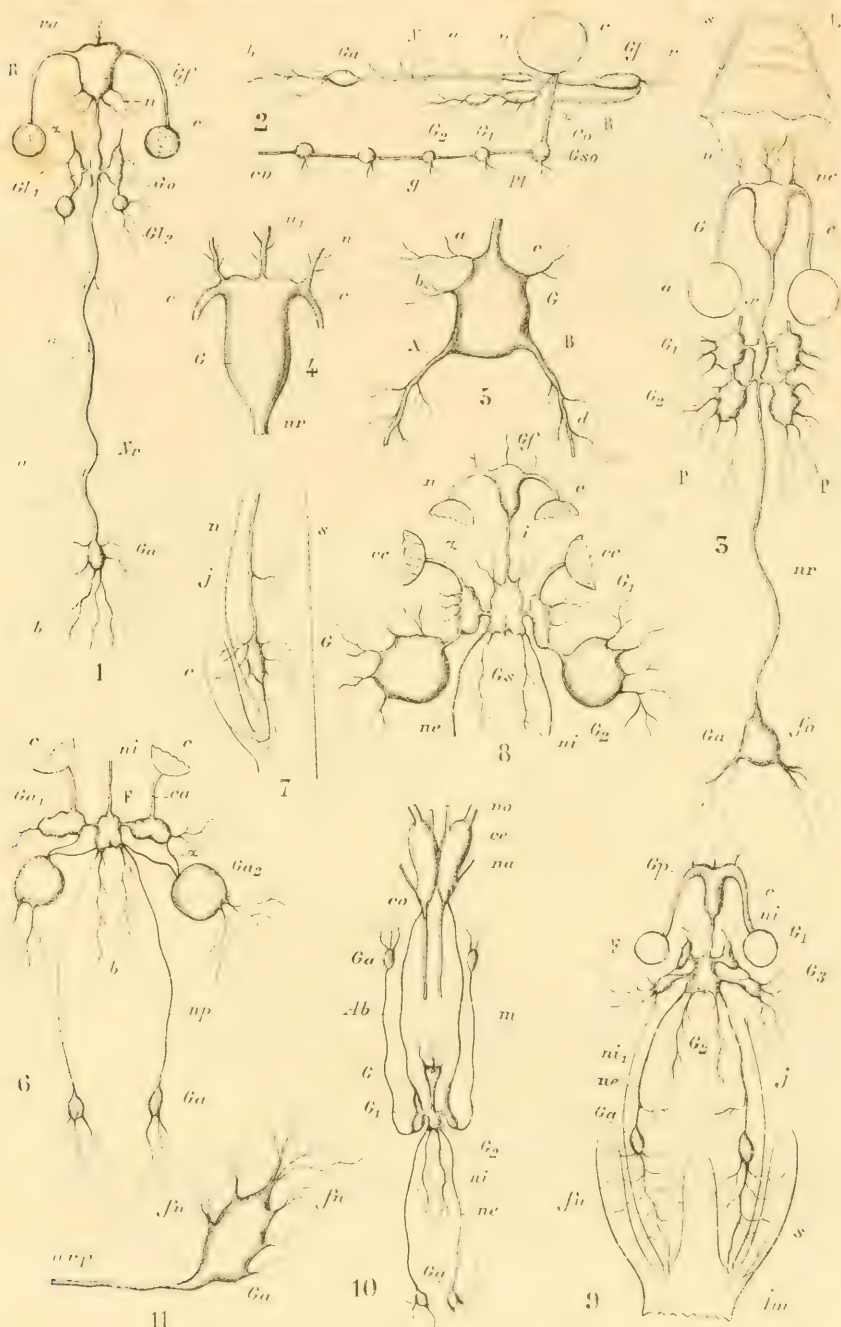




Planche X.

SYSTÈME NERVEUX SUS-INTESTINAL DES ORTHOPTERES.

Fig. 1. — Ensemble du système nerveux sympathique sus-intestinal du *Platyphylum giganteum* ; *Ph.*, pharynx et œsophage ; *J*, jabot ; *b*, gésier ; *c.i.*, cœcums intestinaux avec leurs appendices postérieurs *a* ; *G.f.*, ganglion frontal avec commissures *c* l'unissant à l'origine des connectifs œsophagiens *c.o.* ; *G.₁*, ganglions latéro-œsophagiens et plexus *p* ; *G.₂*, ganglion œsophagien ; *n.p.*, nerfs récurrents pairs postérieurs ; *G.a.*, ganglions stomacaux desquels partent de nombreux filets nerveux dont les deux principaux *α* et *ra*. innervent les cœcums intestinaux *ci.* ; *Im.* intestin.

Fig. 2. — Ensemble du système nerveux sympathique sus-intestinal du *Decticus verrucivorus*. *L*, lèvre supérieure ; *G.f.* ganglion frontal ou buccal avec sa commissure *a* ; *c.i.*, nerf récurrent impair antérieur ; *c*, face inférieure du cerveau ; *G.o.* ganglion œsophagien ; *G.₁* et *G.₂*, ganglions latéro-œsophagiens antérieurs et postérieurs ; *n.p.*, nerfs récurrents pairs avec ganglions stomacaux *G.a.*, situés entre les deux cœcums intestinaux.

Fig. 3. — Système nerveux sympathique ou stomato-gastrique de la *Gryllotalpa vulgaris*. *G.f.*, ganglion frontal et sa commissure antérieure *c* ; *n.i.* nerf récurrent impair ; *G.* ganglion œsophagien impair (hypocérébral). *C.₁*, face inférieure du cerveau ; *G.₁* et *G.₂*, ganglions latéro-œsophagiens antérieurs et postérieurs ; *n.p.*, nerfs récurrents pairs postérieurs ; *J*. jabot avec son nerf *n.J.* ; *G.a.*, ganglion stomacal ou abdominal avec les nerfs *b* du gésier.

Fig. 4. — Système nerveux sus-intestinal (sympathique) du *Gryllus campestris*. Les lettres représentent les mêmes parties que dans la figure précédente. *ω*, nerf droit du gésier sectionné.

Fig. 5. — Système nerveux stomato-gastrique de *Platypleis grisea*. *G.f.*, ganglion frontal ou buccal ; *c*, commissure allant à la base du cerveau, au collier œsophagien ; *G.* ganglion œsophagien ; *G.₁* et *G.₂*, ganglions latéro-œsophagiens ; *f.n.*, filets nerveux allant aux glandes salivaires et aux parois de l'œsophage ; *n.₁*, nerf récurrent impair ; *n.p.* nerfs récurrents pairs ; *G.a.* ganglions stomacaux situés de chaque côté des cœcums, aux extrémités d'un même diamètre ; *n*, nerfs du gésier ; *K*, cerveau (face inférieure).

Fig. 6. — Système nerveux sympathique du *Nemobius sylvestris*. Mêmes lettres que précédemment. *f*, filament nerveux se rendant à la base de la lèvre supérieure ; *c*, commissure unissant le ganglion frontal *Gb.* à

l'origine du collier œsophagien ; *a*, connectif reliant le cerveau au ganglion latéro-œsophagien antérieur *G.4* ; *α*, nerf se distribuant aux glandes salivaires et aux parois latérales de l'œsophage ; *n*, nerfs récurrents pairs postérieurs.

Fig. 7. — Système nerveux sympathique de *Decticine* (vu de profil). *ce*, cerveau ; *α*, collier œsophagien ; *G.s.* ganglion sous-œsophagien ; *J*, jabot ; *o*, œsophage ; *G.4*, ganglion latéro-œsophagien communiquant, par deux commissures, avec le cerveau et le ganglion œsophagien *G.* ; *G.a.* ganglion abdominal et nerf récurrent pair *n* ; *Pl.* plexus. (Dans cette figure, on a représenté l'origine de la commissure *n*, un peu au-dessous de son origine réelle, puisqu'elle prend naissance à la base du cerveau *ce*.).

Fig. 8. — Ganglion hypocérébral (œsophagien) du *Pamphagus elephas*. On observe, à la face dorsale de ce ganglion, une légère dépression ; *n*, nerf récurrent impair ; *o*, une section de branche du collier œsophagien ; *G.4*, ganglion latéro-œsophagien ; *ne.* et *ni.* nerfs récurrents pairs postérieurs (externes et internes).

Fig. 9. — Un des ganglions stomacaux *Ga* du *Decticus* et nerf récurrent *ne*.



MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04460

1279

